Paris 1970

ORSAY
Série A
N° d'Ordre : 707

# ÉTUDE BIOSYSTÉMATIQUE DE QUELQUES ESPÈCES DU GENRE PLANTAGO (Tourn.) L.

## (SECTIONS CORONOPUS D. C. et OREADES Decne.).

ARTICLE PRINCIPAL

RECOUVRANT EN PARTIE

# LA THÈSE

## DE DOCTORAT ÈS SCIENCES NATURELLES

ENREGISTRÉE

Au C. N. R. S. sous le Numéro A. O. 4889

PAR

**CARTIER - MOLIN Delphine**

soutenue le 20 Octobre 1970 à la Faculté des SCIENCES D'ORSAY devant le jury :

| | | |
|---|---|---|
| M. | M. GUINOCHET..... | *Président* |
| MM. | A. EICHHORN..... | *Examinateurs* |
| | Y. DEMARLY..... | |
| | R. GORENFLOT..... | |
| | I. T. TARNAVSCHI..... (Université de Bucarest) | |

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
**4, RUE DANTE, 4**

—

1971

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

*Rev. gén. Bot.*, 1971, *78*, 493-556.

# Étude biosystématique de quelques espèces du genre *Plantago* (Tourn.) L. (sections *Coronopus* D. C. et *Oreades* Decne.).

## I. — Historique, races chromosomiques du *Plantago alpina* L. et du *Plantago serpentina* All.

par Delphine CARTIER

*Laboratoire de Taxonomie végétale expérimentale et numérique de la Faculté des Sciences d'Orsay, associé au C.N.R.S.*

*Résumé.* — Les diverses confusions, déjà anciennes, existant à l'intérieur de la section *Coronopus* D.C. et tout particulièrement à propos du *Plantago alpina* L. et du *Plantago serpentina* All., incitaient à consacrer à ces taxons des recherches d'ordre biosystématique.

Cette étude porte sur des échantillons en grande majorité de provenance française. Cent quarante stations ont été considérées.

Le *P. alpina* et le *P. serpentina* présentent, l'un et l'autre, des races diploïdes à 2 x = 12 et des races tétraploïdes à 4 x = 24 chromosomes.

Les résultats apportés par diverses disciplines telles que l'écologie, la phénologie, la palynologie et la biochimie permettent de préciser les relations existant à l'intérieur de ce complexe polyploïde. Les *P. alpina* 2 x et 4 x s'opposent au *P. serpentina* 2 x. Chez le *P. serpentina* 4 x, il faut distinguer deux groupes, l'un se rapprochant des *P. alpina* 2 x et 4 x, l'autre du *P. serpentina* 2 x, ce qui suggère l'hypothèse que les individus du premier groupe se sont formés à la suite de croisements entre le *P. alpina* et le *P. serpentina*, suivis d'introgression avec le *P. serpentina*. Les individus du second groupe auraient pour origine des croisements entre différents taxons infraspécifiques du *P. serpentina*.

*Summary.* — We have carried out a biosystematic study in the section of *Coronopus* D.C. specially of *Plantago alpina* L. and *Plantago serpentina* All. in order to clarify the old confusion existing in those taxa.

We have considered mainly french specimens coming from one hundred and forty different places.

Both *P. alpina* and *P. serpentina* show diploid races of 2 x = 12 and tetraploid races of 4 x = 24 chromosomes.

Considering results coming from different disciplines such as, ecology, phenology, palynology and biochemistry, we are able to specify the relations in the polyploid complex. The behaviour of *P. alpina* 2 x and 4 x is different from that of *P. serpentina* 2 x. We distinguish two groups in the *P. serpentina* 4 x, one being closed to the *P. alpina* 2 x and 4 x, the other to the *P. serpentina* 2 x ; this suggests the hypothesis that the individuals of the first group come from crosses between the *P. alpina* and the *P. serpentina* followed by an introgression with the *P. serpentina*. The individuals of the second group come probably from crosses between different infraspecific taxa of the *P. serpentina*.

Le systématicien doit s'efforcer d'aboutir à une meilleure compréhension des êtres vivants en tentant d'établir et d'expliquer les relations existant entre eux. C'est grâce à la coordination de nombreuses données fournies par des disciplines aussi diverses que la cytologie, la génétique, l'écologie, la palynologie, la biochimie, ... et en utilisant les moyens modernes qui s'offrent à lui (ordinateurs, microscope électronique à balayage...) qu'il pourra faire progresser nos connaissances. La taxonomie est donc une science synthétique ainsi que le souligne M. GUINOCHET (1955). « Ainsi comprise, la Taxonomie, qui devient alors une véritable Biosystématique, est éminemment synthétique et, en même temps, dynamique, puisque s'efforçant de faire à chaque instant le point de nos connaissances sur le monde végétal, elle est, par nature, destinée à être en perpétuelles transformations et ne pourra jamais être achevée, comme la Science elle-même ».

Les diverses confusions déjà anciennes existant à l'intérieur de la section *Coronopus* D. C., et tout particulièrement à propos du *Plantago alpina* L. et du *Plantago serpentina* All., incitaient à consacrer à ce complexe des recherches d'ordre biosystématique afin de tenter d'élucider le problème des relations existant entre ces deux taxons.

L'intérêt d'une telle étude a déjà été mis en évidence par les travaux que J.W. GREGOR et ses collaborateurs (1930, 1936, 1938, 1939, 1942) ont consacré aux espèces de *Plantago* alliées au *P. maritima*. Ces auteurs ont porté leur attention sur les critères morphologiques et génétiques à propos d'un matériel de provenances diverses, mais n'incluant que peu de stations de l'Europe continentale, les Alpes françaises étant exclues. Aussi avons-nous centré notre travail sur des échantillons en grande majorité de provenance française à propos desquels nous avons considéré les critères morphologiques classiques ainsi que les critères caryologiques et génétiques, mais en leur adjoignant les résultats apportés par d'autres disciplines : palynologie, écologie, phénologie et biochimie.

Le *P. alpina* et le *P. serpentina* sont en partie sympatriques, l'un s'étendant des Pyrénées au Tyrol, l'autre des Alpes occidentales aux Karpathes. Dans la présente étude, nous avons limité nos recherches aux échantillonnages effectués essentiellement dans le Sud-Est de la France mais, lorsque cela a été possible, nous avons aussi étudié des récoltes provenant des Pyrénées, du Massif Central, des Alpes de Suisse, d'Allemagne et d'Italie.

Si le systématicien classique établissait, à l'aide de quelques caractères, la description des taxons à partir d'un, ou de quelques individus entreposés en herbier, parfois récoltés dans des régions variées, pouvant donc, malgré un certain degré de ressemblance, appartenir à des populations génétiquement différentes et provenant, en outre, d'associations végétales diverses, il doit maintenant, étant donné le but poursuivi, utiliser de nombreux caractères relatifs à des échantillonnages d'individus suffisamment importants et effectués dans des stations écologiquement bien définies.

Une étude caryologique nous a permis des considérations concernant la répartition relative des polyploïdes et des diploïdes correspondants ainsi que des hypothèses sur l'origine des premiers.

Des études écologique, phénologique, palynologique, biochimique et caryologique, nous ont conduite à établir les relations existant entre *P. alpina* et *P. serpentina* et à aborder le problème de la spéciation. Il existe deux sortes d'espèces : l'une morphologique basée sur l'existence de solutions de continuité dans la manifestation des caractères morphologiques, l'autre biologique reposant sur l'existence de barrières de stérilité. L'idéal, pour le biologiste, n'est pas, à notre avis, de rechercher à les concilier obligatoirement, mais de savoir, le plus exactement possible, ce qu'elles représentent. C'est ce que nous avons tenté à propos du *P. alpina* et du *P. serpentina*.

Avant d'exposer les résultats de nos recherches, nous tenons à exprimer notre profonde reconnaissance à tous ceux qui ont contribué à notre formation scientifique ou qui ont bien voulu nous apporter leur collaboration.

Nous remercions M. le Professeur A. Eichhorn qui, le premier, en Sorbonne, a fait naître en nous le goût des études botaniques, nous a guidée de toute sa sollicitude lors de la préparation d'un Diplôme d'études supérieures et nous a conduite dans la voie où nous nous sommes engagée. C'est avec émotion et gratitude que nous le retrouvons dans ce jury.

M. le Professeur M. Guinochet, après nous avoir accueillie dans son laboratoire de la Faculté des Sciences d'Orsay, nous a fait l'honneur de nous confier un poste d'enseignement, puis il nous a placée sous la meilleure des tutelles, celle de M. le Professeur R. Gorenflot. Nous n'oublierons pas sa bienveillance à nous transmettre sa grande expérience scientifique, tant au laboratoire qu'au cours de voyages d'études. Au terme de nos travaux, il a bien voulu en examiner les résultats. Qu'il soit ici vivement remercié.

M. le Professeur R. Gorenflot a constamment suivi l'évolution de ce travail. Son inlassable sollicitude, ses nombreux et précieux conseils, ses encouragements sans cesse renouvelés, tant sur le plan professionnel que sur le plan de nos recherches, nous ont permis de surmonter les difficultés inhérentes à la tâche entreprise et qui, sans cela, n'aurait sans doute pas été menée à ce terme. Aussi, nous serions très heureuse s'il acceptait que ce Mémoire lui fût dédié en gage de notre haute estime et profonde reconnaissance.

M. le Professeur Y. Demarly, malgré ses nombreuses charges, a spontanément accepté de participer à notre jury. Nous le prions d'agréer nos vifs remerciements.

Nous exprimons notre sincère et respectueuse considération à M. le Professeur I.T. Tarnavschi, Directeur du Jardin botanique de l'Univer-

sité de Bucarest qui nous a fait l'honneur de s'intéresser à notre travail et de participer à notre jury.

Nous remercions très chaleureusement Mme M.-Th. Cerceau, Maître de recherches au Centre National de la Recherche Scientifique, ainsi que ses collaborateurs du laboratoire de Palynologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, pour l'aide qu'ils nous ont apportée dans l'étude palynologique et M. R. Paris, Professeur à la Faculté de Pharmacie de Paris, qui s'est chargé de faire faire dans son laboratoire des essais de chromatographie.

Nous sommes infiniment reconnaissante envers M. le Professeur P. Raicu, de l'Université de Bucarest, qui nous a réservé un accueil chaleureux dans son laboratoire, ainsi qu'envers Mme M. Dumitrescu qui a bien voulu collaborer avec nous pour aborder une étude électrophorétique.

Nos remerciements vont également à ceux qui nous ont permis la consultation d'herbiers : M. J.W. Gregor, Directeur de Scottish Plant Breeding Station, à Pentlandfield (herbier personnel), M. le Professeur P. Duvigneaud (herbier du Laboratoire de Génétique des Plantes supérieures, Université libre de Bruxelles), M. S. Filipello, de l'Institut de Botanique de l'Université de Turin (herbier Allioni), M. L. Bernardi, Conservateur au Conservatoire et Jardin botaniques de Genève (herbier Burnat).

De nombreux botanistes ont récolté pour nous un matériel intéressant ou nous ont fait part de leur expérience. Qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de notre vive reconnaissance.

## HISTORIQUE

Le *Plantago alpina* L. et le *Plantago serpentina* All. forment, avec d'autres taxons de la section *Coronopus* D. C., le complexe du *P. maritima* L., complexe qui a déjà fait l'objet de nombreux travaux. Un bref rappel historique donnera d'abord une idée des difficultés que rencontre toute étude de ce groupe.

### I. — LES ESPÈCES DU G. PLANTAGO ALLIÉES AU P. MARITIMA

Dans la bibliographie, les données relatives à la répartition géographique du *P. maritima* ne sont pas homogènes. H.D. Wulff (1937) fait remarquer que certains auteurs le considèrent comme européen et que d'autres étendent son aire jusqu'en Amérique (M. Steinhauser, 1934 ; W. Christiansen, 1935 et 1934). Du point de vue écologique, on le mentionne comme une espèce du littoral maritime et des terrains salés, mais pouvant

aussi se rencontrer à l'intérieur des terres et n'être pas halophile, par exemple en Allemagne centrale et en Suède (R. PILGER, 1937).

B. WHITE (1969), dans une étude consacrée à quelques Plantaginacées alliées au *P. maritima*, pense qu'en Grande-Bretagne ce complexe comporte trois espèces : *P. alpina* (en haute altitude), *P. serpentina* (en basse altitude) et *P. maritima* (bord de mer, éventuellement en altitude). Que ces deux derniers taxons soient deux formes d'une espèce, reste encore une question à résoudre, fait-il remarquer.

Les relations entre les *Plantago* américains et islandais du complexe *P. maritima* et le *P. maritima* s. st. ont été assez controversées. Pour M.L. FERNALD (1925), il est peu probable que le vrai *P. maritima*, c'est-à-dire le *P. maritima* d'Europe, existe en Amérique. Selon lui, dans ce complexe des Plantains maritimes, il faut distinguer trois espèces dont deux seulement se rencontrent en Amérique. Ce sont :

a) *P. juncoides* Lam. (incluant *P. decipiens* Barnéoud et *P. borealis* Lange) décrit en Patagonie, mais rencontré aussi sur les falaises de la côte pacifique de l'Amérique, la côte atlantique de l'Amérique du Nord, dans les îles de l'Atlantique Nord, au Groenland et en Islande. FERNALD subdivise cette espèce en cinq variétés géographiques.

b) *P. oliganthos* Roem. et Schutes poussant dans les marais salants, sur les rivages salés ou saumâtres de la côte Est des Etats-Unis (deux variétés sont distinguées).

c) *P. maritima L.* exclusivement européen.

Les auteurs américains rapportaient auparavant toutes ces plantes au *P. maritima*. FERNALD précise que cette espèce est essentiellement européenne, bien qu'il garde cependant un doute, ayant observé dans l'herbier de GRAY un spécimen typique marqué SITKA (Coll. Bongard). Pourtant, selon lui, tous les autres échantillons provenant d'Alaska sont à rapporter au *P. juncoides*.

J.W. GREGOR et ses collaborateurs (J.W. GREGOR 1930, 1938, 1939, J.W. GREGOR, V.MC.M. DAVEY et J.M.S. LANG 1936, V.MC.M. DAVEY et J.M.S. LANG 1939, F. EARNSHAW 1942, J.W. GREGOR et J.M.S. LANG 1949) ont fait de nombreuses recherches sur les variations existant à l'intérieur ou entre des populations de *Plantago* alliées au *P. maritima* des différentes parties du monde (Nord-Ouest de l'Europe, Europe Centrale, îles de l'Atlantique Nord, Islande, Groenland, côtes atlantique et pacifique de l'Amérique du Nord). Ces populations provenant de régions très dissemblables, tant au point de vue géographique qu'écologique, ont été cultivées dans les mêmes conditions en jardin expérimental près d'Edimbourg (Ecosse). Une analyse statistique de la variation portant sur de nombreux caractères, complétée par une étude caryologique et génétique, a été réalisée. Cette analyse a montré que ces populations différaient par beaucoup de caractères et que chacune présentait une variation considérable.

Les principales conclusions dégagées de ces travaux sont :

— que les caractères si fluctuants utilisés habituellement par les taxonomistes ne doivent pas être retenus pour une classification précise ;

— que dans le complexe *P. maritima* anglais, il n'existerait qu'une seule espèce : *P. maritima,* sur le littoral comme à l'intérieur de la Grande-Bretagne ;

— que les populations du Nord de l'Europe et de l'Amérique sont diploïdes (2 n = 12), celles des Alpes, diploïdes ou tétraploïdes (2 n = 24), sans qu'il soit possible de distinguer morphologiquement les individus à 2 x des individus à 4 x ;

— que les formes nord-américaines, y compris celles du Groenland, sont autofertiles et possèdent quatre graines par capsule, tandis que les formes européennes sont autostériles et présentent deux graines par capsule. Si une distinction spécifique basée sur ces deux caractères devait être faite entre populations d'Europe et d'Amérique du Nord, la ligne de séparation géographique passerait entre le Groenland et l'Islande. Le *P. juncoides* et le *P. oliganthos* d'Amérique et du Groenland seraient ainsi isolés du *P. maritima* d'Europe ;

— que tous les croisements à nombres chromosomiques égaux (2 x × 2 x ou 4 x × 4 x) ont fourni des hybrides fertiles, quelle que soit l'origine géographique ou écologique des parents (fig. 1).

A la suite de ces résultats, J.W. Gregor (1939) fait remarquer que, si tout le complexe des Plantains maritimes diploïdes d'Europe et d'Amérique du Nord est représenté en taxonomie classique par cinq espèces au moins, *P. maritima, P. alpina, P. carinata, P. juncoides* (y compris *P. decipiens* Barnéoud et *P. borealis* Lange), *P. oliganthos,* on serait, en fait, en présence d'une espèce unique, *P. maritima,* qui comprendrait des écotypes et des sous-espèces géographiques. Il ne cite pas le *P. serpentina* dans cette liste car il ne le connaissait qu'à l'état tétraploïde.

Ainsi trois groupes de taxons diploïdes (Alpes, Amérique du Nord, Nord de l'Europe) constituent un ensemble au sein duquel les échanges géniques sont possibles bien qu'ils ne puissent pas se réaliser naturellement d'un groupe à l'autre étant donné la distribution géographique de ceux-ci. Dans la terminologie de G. Turesson (1922) et de J.W. Gregor (1939), tous les Plantains diploïdes alliés au *P. maritima* appartiennent au même *coenospecies,* c'est-à-dire à une espèce linnéenne, ou à un groupe d'espèces linnéennes capables d'échanger des gènes quand l'occasion leur en est donnée, quelle que soit l'étendue de la variation qui les sépare. Ainsi *P. coeno-matima* Gregor comprend : *P. maritima, P. alpina, P. carinata, P. juncoides, P. decipiens, P. borealis, P. oliganthos.* L'introduction des tétraploïdes alpins dans ce *coenospecies* serait possible s'il était prouvé qu'ils sont susceptibles d'échanger des gènes avec les diploïdes (J.W. Gregor, 1939).

A l'intérieur d'un *coenospecies,* il s'est distingué des *ecospecies* de domaine géographique et stationnel caractéristique de chacun d'eux,

Table X. *Fertility interrelationships*

| | Diploids 2n = 12 | | | | | | | | Tetraploids 2n = 24 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | West America | East America (dense) | East America (lax) | Iceland | Britain | Sweden | Bavaria | *P. carinata* | Bavaria | Ostmark | (?) Switzerland |
| West America | | + | + | + | + | . | . | . | − | − | . |
| East America (dense) | . | | + | . | . | + | . | + | . | − | ± |
| East America (lax) | . | + | | . | . | + | + | . | . | . | ± |
| Iceland | + | . | . | | + | + | + | . | . | − | − |
| Britain | + | . | . | + | | + | + | + | − | − | ± |
| Sweden | . | + | . | . | . | | . | . | ± | . | . |
| Bavaria | . | . | + | . | . | . | | + | . | − | − |
| *P. carinata* | . | + | . | . | + | . | . | | . | − | − |
| Bavaria | . | . | . | . | . | . | . | . | | + | + |
| Ostmark | . | . | . | . | . | . | . | . | + | | + |
| (?) Switzerland | . | . | . | . | . | . | . | . | + | + | |

Success of initial cross.

$F_2$ fertility

\+ Fertile. ± Partially fertile. − Sterile.

Fig. 1. — Tableau extrait de J.W. Gregor (1939).

séparés les uns des autres par une interfertilité réduite et l'incapacité des hybrides à s'établir durablement. Dans le cas présent, si les formes diploïdes d'une part, les formes tétraploïdes d'autre part, sont capables d'échanges géniques, elles appartiennent à deux *ecospecies* du même *coenospecies*. C'est d'ailleurs à cette conclusion qu'arrive F. Earnshaw (1942) à propos du complexe *P. maritima*.

Enfin, dans chaque *ecospecies* de ce complexe peuvent exister des sous-unités écologiques : des *écotypes*, ou des sous-unités géographiques : les *topotypes*. A cela s'ajoute le fait qu'à un gradient écologique ou géo-

graphique peut correspondre un gradient de la variation, les individus ou les populations intéressées constituant alors un *écocline* ou un *topocline*. Les travaux de J.W. Gregor en fournissent de beaux exemples (1930 - 1938 - 1944 - 1946).

J. Clausen et W.H. Heisey (1958) pensent qu'il faut réserver le nom de *P. maritima* aux plantes de basse altitude du Nord-Ouest de l'Europe, tandis que celles de haute altitude des Alpes sont à rapporter aux *P. alpina, P. serpentina, P. carinata*. Cependant, toutes ces plantes forment un complexe correspondant à un subspecies européen autostérile qui développe des écotypes littoraux, de plaines, de montagnes, des îles océaniques de l'Atlantique Nord. En Amérique, les taxons alliés au *P. maritima* constituent un subspecies autofertile localisé seulement le long des côtes. Sur la côte ouest de l'Amérique du Nord, c'est la forme de falaises que l'on rencontre, tandis qu'à l'est ce sont les écotypes de marais salants, de terrains secs et enfin les écotypes arctique et subarctique, du Labrador au Groenland.

Les quelques remarques relatées ci-dessus montrent que toutes les espèces de la taxonomie classique groupées autour du *P. maritima* sont très proches les unes des autres et ont toutes été rapportées à un moment donné à cette espèce.

Le matériel appartenant au complexe du *P. maritima* qui a fait l'objet de nos recherches est à rapporter au *P. serpentina* All. et au *P. alpina* L.

## II. — PLACE DU P. ALPINA ET DU P. SERPENTINA DANS LE COMPLEXE DU P. MARITIMA

La détermination du *P. alpina*, comme celle du *P. serpentina*, est toujours très délicate quelles que soient les monographies ou les flores utilisées. Les difficultés rencontrées sont dues au polymorphisme des différentes formes connues, celui-ci étant lié à une grande amplitude de variation que peut montrer un même individu tant dans le temps que dans l'espace. D'autre part, les auteurs ne considèrent pas toujours les mêmes caractères et, ce qui ajoute encore aux difficultés déjà signalées, la finesse de certains d'entre eux exige des observations très minutieuses.

*P. alpina* apparaît pour la première fois sous ce nom dans le *Species Plantarum* (1773) où Linné cite, à son propos, les dénominations latines de G. Bauhin (1623) (*Holosteum hirsutum nigricans*) et de A. Haller (1742) (*Plantago foliis linearibus spica oblonga*). En outre, Linné précise que cette plante se rencontre dans les alpages suisses.

En ce qui concerne le *P. serpentina*, cette espèce est rapportée, selon les flores, à C. Allioni ou à D. Villars. Cependant, A. Gras (1861), appliquant la règle d'antériorité, la restitue à Allioni. En effet, ce dernier a publié un article intitulé : *Auctarium ad synopsim methodicam stir-*

*pium hortii regii taurinensis*, dans lequel il nomme un certain nombre de végétaux jusque-là anonymes. Cet écrit, paru en 1774, est passé alors inaperçu. La plupart des noms spécifiques ont été rappelés dans *Flora Pedemontana* (1785) mais quand, en 1779, Villars parle du *P. serpentina* dans le « Prospectus de l'Histoire des Plantes du Dauphiné », il pense désigner pour la première fois cette espèce, n'ayant probablement pas eu connaissance des travaux d'Allioni. Ce dernier auteur précise, après un rappel de la dénomination latine de P. Tournefort (1700) (*Plantago graminea folio major*), que cette espèce vivace habite les lieux sableux et arides au pied des montagnes (fig. n° 2).

Après avoir rangé cette espèce dans la famille des Dipsacacées, Villars cite L. Gérard (1761) « *Plantago foliis subulatis duris staminibus spicae oblongae albidis* ». En outre, dans « L'Histoire des Plantes du Dauphiné » (1787), il note : « ses feuilles longues et glabres forment des gazons considérables. Elle est très commune dans les montagnes, les pâturages humides et le long des fossés ou des sources qui naissent au pied des montagnes. Ses feuilles sont quelquefois dentées et ses épis oblongs sont souvent penchés ou inclinés. Vivace ».

J.B. Lamarck et A. de Candolle (1805) semblent ne pas avoir reconnu le véritable *P. serpentina*. Pour eux, *P. serpentina* Lamk. est synonyme de *P. serpentina* Vill., de *P. recurvata* L. et de *P. incurvata* Murr. Ils signalent que « le plantain serpentin ressemble par son port au plantain maritime et aux individus cultivés du plantain en alène ».

Dans l'*Index Kewensis* (1895), il est signalé que *P. serpentina* Lamk. = *P. subulata* L. d'une part, et que *P. serpentina* Vill. = *P. maritima* L. d'autre part, ce qui est surprenant car cela conduirait, en suivant Lamarck et de Candolle, à mettre en synonymie *P. subulata* L. et *P. maritima* L., deux espèces que ces auteurs et de nombreux autres reconnaissent comme différentes.

Ils classent le *P. alpina* au rang d'espèce et remarquent que celui-ci est « voisin du plantain serpentin mais en diffère cependant par la consistance molle de ses feuilles et par des caractères floraux. N'est-il pas recherché par les moutons tandis que le plantain serpentin est rejeté par les bestiaux faisait observer Villars. *P. alpina* est commun dans les pâturages des Alpes et des Pyrénées, *P. serpentina* croît dans les provinces méridionales. »

Dans « l'esquisse de l'Histoire Naturelle des Plantaginacées » (1827), M. Rapin met *P. alpina* au rang de variété η du *P. graminea* Rap. Il distingue chez cette espèce dix variétés, mais il constate que certaines d'entre elles, comme la variété f (= *P. bidentata* Murith = *P. graminea* Schl., Thomas) est parfaitement le passage de la variété ς (= *P. serpentina* Lamk. = *P. recurvata* L. = *P. incurvata* Murr.) à la variété η (= *P. alpina* L. = *P. ovina* Vill.). A propos d'échantillons du Saint-Bernard, il précise « les uns ne diffèrent presque pas de la première tandis que d'autres sont très voisins de la seconde ».

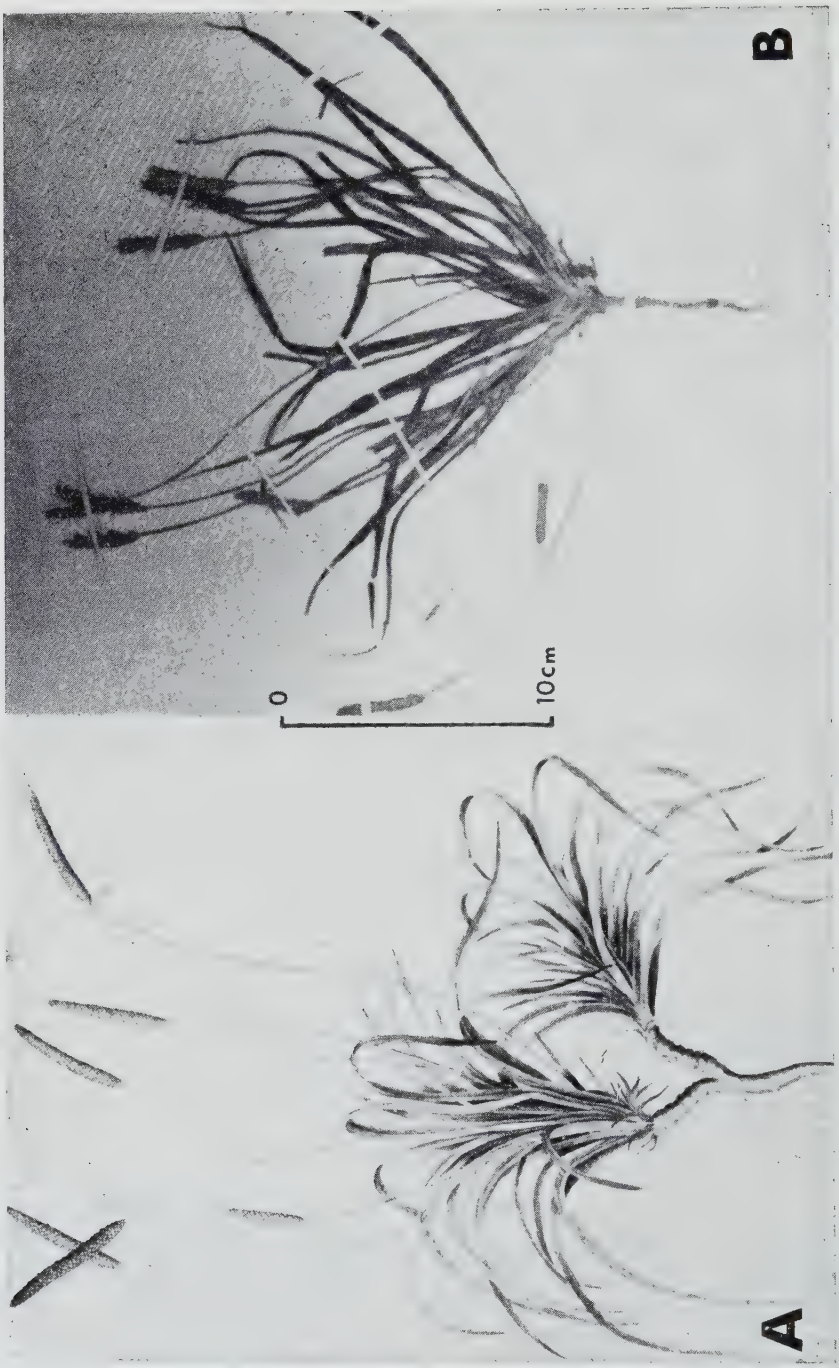


Fig. 2. — *Plantago serpentina* All.
A : dessin extrait de *Iconografia Taurinensis*, vol. 1, tab. 121 (1752). — B : photo d'un échantillon de l'Herbier de C. Allioni.

Rapin ne fait pas allusion au *P. serpentina* Vill. ou au *P. serpentina* All. La variété ς du *P. graminea* est à rapporter selon lui au *P. serpentina* Lamk. Nous avons vu précédemment ce qu'il fallait penser de ce taxon.

Toutes les synonymies rapportées ici montrent, une fois de plus, les difficultés auxquelles se heurtent les botanistes pour différencier certains taxons de la section *Coronopus*.

En 1845, M. Barneoud, dans sa « Monographie générale de la Famille des Plantaginacées », place le *P. alpina* au rang d'espèce. Il distingue d'ailleurs quatre variétés et, à propos de la première, J. Decaisne a noté en marge d'un exemplaire de l'ouvrage « il s'agit de *P. serpentina* ». Quant au *P. serpentina*, Barneoud le considère comme une variété du *P. subulata* L. Les difficultés rencontrées pour reconnaître toutes ces espèces l'ont frappé puisqu'il fait remarquer que « les *P. maritima, subulata, alpina* se lient de la manière la plus étroite, par une série de nuances qui souvent semblent se confondre ».

M. Godron (1850) dans la « Flore de France » de M. Grenier et M. Godron reconnaît le *P. serpentina* Vill. et le *P. alpina* L. comme deux espèces et, pour lui, il n'y a pas de confusion possible avec le *P. subulata* L. et le *P. maritima* L.

J. Decaisne, rédigeant les pages consacrées aux Plantaginacées dans le prodrome de A.P. de Candolle (1852), conserve le *P. alpina* au rang d'espèce, mais considère le *P. serpentina* Vill. comme synonyme du *P. Wulfenii* Willd. (1).

Toutes les difficultés taxonomiques que nous venons de signaler s'expliquent par plusieurs raisons. Par exemple, les auteurs cités n'utilisent pas toujours les mêmes caractères dans les diagnoses d'espèces ou de variétés. C'est une des nombreuses causes des difficultés rencontrées pour établir une distinction entre les différents taxons. D'autre part, l'intensité de certains caractères se révèle très variable d'un échantillon à l'autre de la même espèce. C'est ainsi qu'à propos de la pilosité foliaire, J. Decaisne parle de feuilles glabres ou pubescentes du *P. alpina* et M. Rapin de feuilles glabres ou hirsutes chez le *P. serpentina*. Il en est de même de la forme de la bractée et de celle de la section transversale du limbe.

Enfin, pour un même taxon, la manifestation d'un caractère particulier est différente d'un auteur à l'autre. La bractée, égale au calice selon Rapin, lui serait supérieure d'après Lamarck quand ils envisagent le *P. serpentina*. On pourrait faire des remarques analogues à propos de la pilosité foliaire et de la forme de l'extrémité de la bractée.

En résumé, les taxons considérés sont polymorphes et présentent beaucoup de ressemblances. Tout au plus, d'après les auteurs cités, le

(1) *P. Wulfenii* Willd. = *P. maritima* L. (*Index Kewensis*, 1895) et R. Pilger (1937).

*P. alpina* différerait du *P. serpentina* par des feuilles linéaires lancéolées, planes et molles, des épis plus lâches, des bractées relativement plus courtes, plus ou moins obtuses et plus velues. Enfin, la ressemblance entre le *P. maritima* et le *P. serpentina* est encore plus importante que celle remarquée entre le *P. serpentina* et le *P. alpina*.

Les Flores et les Monographies récentes apportent-elles des précisions supplémentaires ?

Le *P. alpina* et le *P. serpentina* sont considérés, le plus souvent, comme espèces distinctes. Mais A. Béguinot (1903), dans la « *Flore ana-*

TABLEAU I

*Caractères distinctifs des variétés* communis *Williams,* integralis *(D. C.) Pilger et* serpentina *(All.) Pilger du* P. maritima *L., d'après la Monographie de* R. Pilger (1937).

| | var. *communis* | var. *integralis* | var. *serpentina* |
|---|---|---|---|
| Feuilles | Charnues.<br>En gouttière ou planes.<br>Glabres. | Glabres ou quelques soies sur le bord. | Minces.<br>Planes.<br>Les bords sont hérissés de poils courts. |
| Epi | | Dense, étroit. | Epi plus large et plus lâche que chez le var. *communis* et les autres variétés. |
| Bractée | Plus courte que le calice, ovale.<br>Lames latérales plus ou moins larges.<br>Faiblement ciliée vers le sommet. | Inférieure ou égale au calice.<br>Etroite à largement ovale.<br>Glabre ou quelques poils courts. | Inférieure ou égale au calice.<br>Etroite, fortement engainante.<br>Lames latérales absentes vers le haut.<br>Longuement ciliée, dos glabre. |
| Sépales : antérieurs | Quelques poils courts sur le bord supérieur. | Glabres ou peu ciliés sur le bord. | Largement ciliés sur le bord supérieur. |
| Sépales : postérieurs | Carène étroite n'atteignant pas le bord supérieur.<br>Quelques poils courts vers le sommet. | | Carène épaisse, égale aux lames.<br>Ciliés. |
| Corolle | | | Tube abondamment velu. |

*lytique d'Italie* » de A. Fiori et G. Paoletti, inclut ces deux espèces dans les variétés du *P. maritima*. D.G. Koch (1903) met lui aussi le *P. serpentina* au rang de variété du *P. maritima*. F.N. Williams (1909), dans le « Prodrome de la Flore Britannique », considère le *P. alpina* et le *P. serpentina* comme variétés du *P. maritima*, les caractères distinctifs de ces plantes n'étant pas suffisants pour les garder au rang d'espèce.

Si R. Pilger, dans sa « Monographie des Plantaginacées » (1937), admet le *P. alpina* comme espèce, par contre, il suit les exemples des auteurs précédents en ce qui concerne le *P. serpentina*, puisqu'il le considère comme variété du *P. maritima*. Il éclate d'ailleurs cette dernière espèce en onze variétés, dont trois peuvent se rencontrer en France : var. *communis* Williams, var. *integralis* (D.C.) Pilger, var. *serpentina* (All.) Pilger.

En fait, il est bien difficile, pour ne pas dire impossible, de différencier morphologiquement toutes ces variétés. A propos du var. *integralis*, Pilger écrit : « pour de nombreux exemplaires on ne peut délimiter sûrement la variété d'une part, vis-à-vis du var. *serpentina* et d'autre part, du var. *communis* ». Il fait remarquer que dans les Alpes occidentales et le Jura, des formes intermédiaires entre les var. *serpentina* et *integralis*, difficiles à définir, se rencontrent.

Les caractères distinctifs de ces trois variétés utilisés par R. Pilger ont été consignés dans le tableau n° 1. En fait, on peut constater à sa lecture que ces caractères sont loin de s'opposer, mais qu'il s'agit plutôt de nuances.

Les caractères morphologiques ne permettant pas une distinction facile de ces trois variétés, l'habitat pourrait-il fournir de meilleures indications ? Selon Pilger, « le var. *communis* est une halophyte se rencontrant fréquemment dans les régions côtières et cela sur les prés salés, les pâturages, les digues..., le var. *integralis* est une forme des stations particulièrement sèches de l'intérieur du pays..., le var. *serpentina* est une forme de montagne de distribution définie et caractéristique dans les exemplaires typiques ».

Des confusions sont cependant possibles puisque cet auteur fait remarquer que le *P. maritima* var. *communis* des régions côtières se rencontre aussi à l'intérieur des terres... Ainsi, on le trouve dans les landes arides de l'île de Sylt, ou dans le centre du Schleswig-Holstein sur sol sablonneux, où il est alors en concurrence permanente avec des non halophytes comme *P. major*, *Tanacetum* sp., *Achillea* sp., *Lolium perenne*, etc. En Suède, il pousse aussi avec des plantes non halophiles. En Moravie du Sud, c'est une halophyte facultative. On peut encore rencontrer *P. maritima* var. *communis* dans des lieux secs et non salins d'Allemagne centrale et de Hongrie.

L'habitat ne serait donc pas un caractère suffisant pour différencier les variétés citées, ou alors les plantes n'auraient-elles pas été rapportées à la variété qui convenait.

C'est encore R. Pilger qui écrit à propos des variétés *integralis* et *serpentina :* « souvent sont cités dans les flores et les herbiers, comme *P. serpentina,* des exemplaires se rapportant au *P. maritima* var. *integralis,* surtout dans les environs de Genève, le Midi de la France, les Pyrénées ». On peut se demander si l'auteur a le droit d'être aussi strict quand on connaît les difficultés de reconnaissance signalées plus haut, en admettant même qu'il n'y ait pas eu de croisements intervariétaux, ce qui est d'ailleurs peu probable puisque les aires de répartition de ces variétés sont loin de s'exclure.

Le var. *communis* se rencontrerait sur les côtes nord et ouest jusqu'au sud de Bordeaux, le var. *integralis* caractéristique des garrigues de Nissau (Hérault) se trouverait aussi aux environs de Calais, dans le Jura, le Centre (Loire, Lot, Lozère, Puy-de-Dôme), le Midi de la France (Ardèche, Bouches-du-Rhône, Var, Aude), les Hautes-Pyrénées, les Hautes-Alpes.

Le var. *serpentina* se trouve dans les Hautes-Alpes et les Alpes-Maritimes. Son aire de distribution chevaucherait celle du var. *integralis.* En fait, l'altitude sépare les deux variétés puisque, dans ces régions, la première est toujours localisée dans les stations plus élevées que celles où l'on rencontre la seconde.

Au total, en consultant la monographie de R. Pilger, on se rend compte que ni les caractères morphologiques et écologiques, ni l'aire de distribution ne peuvent permettre dans beaucoup de cas de différencier avec certitude le var. *serpentina* des var. *communis* et *integralis.* De plus, on a vu qu'il était possible de trouver des formes intermédiaires.

## III. — CARACTÈRES DISTINCTIFS DU P. ALPINA ET DU P. SERPENTINA RETENUS PAR LES AUTEURS

Si l'on compare les descriptions données par différentes flores, on est conduit à faire des remarques identiques à celles formulées à propos des monographies des auteurs anciens. En effet, les caractères retenus manquent souvent de précision apparente. Ainsi A. Béguinot (1903), M. Godron (1850) indiquent des feuilles glabres ou velues chez le *P. alpina,* de même M. Willkomm (1876) pour le *P. serpentina.* L'évaluation d'un caractère varie d'un auteur à l'autre, par exemple la bractée du *P. alpina* est aiguë pour G. Rouy (1908) et M. Godron (1850), mais obtuse pour M. Willkomm (1876).

Néanmoins, il est intéressant de noter que les caractères opposant le *P. serpentina* au *P. maritima* sont rares. Les feuilles sont planes, hérissées de poils courts soyeux chez l'un, en gouttière et glabres chez l'autre. L'extrémité de la bractée est aiguë chez le *P. serpentina,* plutôt obtuse chez le *P. maritima.* Enfin, la bractée est relativement plus longue et plus

velue chez le premier. Les caractères morphologiques de ces deux taxons ne seraient donc pas en désaccord avec le fait que l'un soit mis au rang de variété de l'autre.

La comparaison des monographies et des flores permet de reconnaître quelques caractères distinctifs entre le *P. alpina* et le *P. serpentina* qui ne prêtent pas trop à controverse. Ils sont consignés au tableau n° 2. En fait, nous avons été conduite à utiliser d'autres caractères. Ils seront envisagés dans l'étude morphologique comparée de populations naturelles.

TABLEAU II

*Principaux caractères distinctifs entre les* P. alpina *et* P. serpentina *d'après diverses Monographies et Flores.*

| | *P. alpina* | *P. serpentina* |
|---|---|---|
| Feuille : | | |
| — forme générale .. | Feuilles plus larges et plus courtes que chez le *P. serpentina.* | |
| — forme de l'extrémité supérieure . | Obtuse. | Aiguë. |
| — couleur ..... | Non glauque. | Glauque. |
| — carnosité ..... | Pas ou un peu charnue. | Charnue. |
| — coriacité ..... | Non coriace. | Coriace. |
| — écartement des nervures latérales / nervure médiane ..... | Rapprochées du bord. | Nervures équidistantes. |
| — noircissement à la dessiccation .. | Oui. | Non. |
| Bractée : | | |
| — longueur/calice . | ⩽ calice. | ⩾ calice. |
| — carène ..... | Absente. | Présente. |
| — couleur ..... | Plutôt violacée. | Plutôt verte. |
| Capsule ..... | Obtuse. | Aiguë. |
| Floraison ..... | Plus précoce que chez *P. serpentina.* | |

## LES RACES CHROMOSOMIQUES DU P. ALPINA ET DU P. SERPENTINA

*P. alpina* et *P. serpentina* se rencontrent assez fréquemment dans tout le Sud-Est de la France. Si le premier se trouve toujours dans des stations plutôt élevées (1.500 à 2.500 m), le second se récolte à des altitudes beaucoup plus variées (environs de Montpellier, 200 m ; col du Lautaret, 2.000 m).

Plus de cent trente stations, localisées pour la plupart dans le territoire limité par la vallée du Rhône, les frontières franco-suisse et franco-italienne et le massif de la Sainte-Baume, ont fourni des échantillons des deux espèces (tableau n° 3). Notons cependant que nos prospections ont été plutôt centrées dans les Alpes-Maritimes et les Hautes-Alpes, régions bien étudiées du point de vue phytosociologique. Les travaux de M. Guinochet (1938) sur le bassin supérieur de la Tinée, de J. Braun-Blanquet (1961) sur les vallées internes des Alpes, de T. Lippmaa (1933) et ceux de R. Molinier et A. Pons (1955) sur la région du Lautaret, nous ont été des guides précieux dans nos récoltes de matériel.

Les comptages chromosomiques ont été effectués sur des mitoses observées dans des méristèmes radiculaires et sur des méioses polliniques. Au point de vue technique, nous avons utilisé, le plus souvent, la méthode d'écrasement au carmin ou à l'orcéine acétique, après avoir fixé le matériel dans le liquide de Carnoy (ou l'alcool acétique) et l'avoir conservé, si besoin, à une température de — 18°. Parfois, nous avons préféré réaliser des coupes (fixation au liquide de Navaschine, coloration selon la méthode de Feulgen).

TABLEAU III

*Origine géographique des différentes populations du* P. alpina *et du* P. serpentina.

(Dans certains cas, il a été prélevé des échantillons dans des stations très proches les unes des autres, d'où la possibilité de rencontrer, dans ce tableau, plusieurs populations pour une même localisation géographique.)

*P. serpentina* 4 x.

| | | |
|---|---|---|
| 1. | Entre Modane et Villarodin, Savoie | 1.100 m |
| 2. | La Molière, près de l'Alpe du Mont de Lans, Isère | 1.650 m |
| 3. | A la sortie de La Bérarde, haute vallée du Vénéon, Isère | 1.650 m |
| 4. | Lus-la-Croix-Haute, montagne du Jocon, Drôme | 1.600 m |
| 5. | Entraigues, au-dessus de Vallouise, Hautes-Alpes | 1.400 m |
| 6. | Puy-Saint-Vincent, au-dessus de Vallouise, Hautes-Alpes | 1.400 m |
| 7. | Près des Cascades de Dormillouse, haute vallée de la Biaisse, Hautes-Alpes | 1.800 m |
| 8. | Au-dessus de Saint-Crépin, le Chapin, Hautes-Alpes | 1.100 m |
| 9. | Rochers de Saint-Martin-de-Queyrières, Hautes-Alpes | 1.260 m |
| 10. | Prairie près des chalets de La Roche-Baron, au-dessus de Saint-Martin-de-Queyrières, Hautes-Alpes | 1.500 m |
| 11. | Au-dessus des chalets de La Roche-Baron, Hautes-Alpes | 1.600 m |
| 12. | Rochers près des chalets de La Roche-Baron, Hautes-Alpes | 1.520 m |
| 13. | Puy-Saint-André, au-dessus de Briançon, Hautes-Alpes | 1.600 m |
| 14. | Après Puy-Saint-André, au-dessus de Puy-Chalvin, Hautes-Alpes. | 1.750 m |
| 15. | Avant le Col du Mont-Genèvre (côté Briançon), Hautes-Alpes | 1.750 m |
| 16. | Névache, haute vallée de la Clarée, Hautes-Alpes | 1.650 m |
| 17. | Près des chalets de Fondcouverte, haute vallée de la Clarée, Hautes-Alpes | 1.850 m |
| 18. | Près du Col de Vars, Hautes-Alpes | 2.100 m |

19. Avant le Col d'Izoard (côté Briançon), Hautes-Alpes ..... 2.250 m
20. Près de l'Echalp, haute vallée du Guil, Hautes-Alpes ..... 1.700 m
21. Au-dessous du Belvédère du cirque du Mont Viso, Hautes-Alpes . 2.100 m
22. Environs de Gap, Hautes-Alpes ..... 900 m
23. Au-dessus du Col de Glaize, lui-même au-dessus du Col Bayard, Hautes-Alpes ..... 1.650 m
24. Au-dessus du Col de Glaize, Hautes-Alpes ..... 1.850 m
25. Près du Col du Lautaret, sur les rives du Rif-Blanc, Hautes-Alpes ..... 1.800 m
26. Au-dessus du Col du Lautaret, au sud du jardin alpin, Hautes-Alpes ..... 2.100 m
27. Au-dessus du Col du Lautaret, autour des chalets de La Mandette, Hautes-Alpes ..... 2.300 m
28. Près du Chazelet, au-dessus de La Grave, Hautes-Alpes ..... 1.600 m
29. Entre le Chazelet et le Plateau d'Emparis, Hautes-Alpes ..... 1.850 m
30. Après Jausiers, en montant au Col de Restefond, Basses-Alpes . 2.300 m
31. Entre Barrême et Digne, Basses-Alpes ..... 700 m
32. Entre Saint-André-les-Alpes et Annot, Basses-Alpes ..... 1.000 m
33. Col de Luens, 10 km au sud-est de Castellane, Basses-Alpes .... 1.050 m
34, 35, 36. Haute vallée de l'Estéron, Basses-Alpes ..... 1.150 m
37. Près de Comps, bord de l'Artuby, Var ..... 900 m
38, 39. Près de La Bastide, 25 km au sud-est de Castellane, Var .... 1.000 m
40. Près du Logis-du-Pin, 18 km au sud-est de Castellane, Var .... 1.000 m
41. Les Grangues, près du Logis-du-Pin, Var ..... 1.000 m
42. Col de Clavel, 20 km au sud-est de Castellane, Var ..... 1.070 m
43, 44, 45, 46. Plan du Peyron, Alpes-Maritimes ..... 1.150 m
47, 48, 49. Plateau de Caussols, Alpes-Maritimes ..... 1.000 m
50. Col de Clapier, Alpes-Maritimes ..... 1.250 m
51, 52. Environs de Thorenc, Alpes-Maritimes ..... 1.250 m
53. Près d'Esteng, au-dessous du Col de la Cayolle, Alpes-Maritimes. 1.900 m
54. Près des Mesces, au-dessus de Tende, Alpes-Maritimes ..... 1.000 m
55. Prairie au bord du Rio Freddo, Alpes-Maritimes ..... 1.200 m
56. Massif de l'Aution, Alpes-Maritimes ..... 1.850 m
57. Entre Saint-Etienne-de-Tinée et le lac de Rabuons, Alpes-Maritimes ..... 1.700 m
58. Entre Bouzieyas et les cluos de Bouzieyas, au-dessus de Saint-Etienne-de-Tinée, Alpes-Maritimes ..... 2.100 m
59. Vallon de Salso Moreno, au-dessus de Saint-Etienne-de-Tinée, Alpes-Maritimes ..... 2.000 m
60. Le Pra, au-dessus de Saint-Etienne-de-Tinée, Alpes-Maritimes .. 1.600 m
61. Alentours du Camp des Fourches, au-dessus de Saint-Etienne-de-Tinée, Alpes-Maritimes ..... 2.400 m
62, 63. Alentours d'Auron, Alpes-Maritimes ..... 1.700 m
64. Massif de Las Donnas, près du Col de Blainon, Alpes-Maritimes . 2.200 m
65, 66. Massif de Las Donnas, près de l'arrivée du téléphérique, Alpes-Maritimes ..... 2.300 m
67. Rochers de Raveyres, près de Bourg-Saint-Pierre, Suisse ..... 1.700 m
68. En montant de Bourg-Saint-Pierre au Mourin, Suisse ..... 1.850 m
69. Les Grisons, envoi de graines du J.B. de Neuchâtel.
70. Monesi, au-dessus du Col de Nava, Italie ..... 1.350 m

*P. serpentina* 2 x.

71, 72. Le Perron, au-dessus de l'Alpe de Venosc, Isère ..... 1.700 m
73. Avant Chamaloc, en descendant du Col du Rousset, Drôme .... 630 m

74. Environs de Crest, Drôme ..... 200 m
75. Environs de Bourdeaux, Drôme ..... 400 m
76. Environs de Luc-en-Diois, Drôme ..... 580 m
77. Avant le Col de Cabre, Drôme ..... 1.100 m
78. Environs de Verclauses, Drôme ..... 500 m
79. Environs de Moydans, près de Serres, Hautes-Alpes ..... 780 m
80, 81. Environs de l'Epine, 7 km à l'ouest de Serres, Hautes-Alpes. 700 m
82, 83. Environs de l'Epine, 15 km à l'ouest de Serres, Hautes-Alpes 900 m
84. Col de Flachière, au sud-ouest de Serres, Hautes-Alpes ..... 870 m
85. Montjay, au sud de l'Epine, Hautes-Alpes ..... 820 m
86. Entre le Lauzet et Ubaye, Hautes-Alpes ..... 770 m
87. Bois-Rissoul, au-dessus de Saint-Clément, Hautes-Alpes ..... 950 m
88. Mont-Dauphin, Hautes-Alpes ..... 1.150 m
89. Au-dessus de Saint-Crépin, sous la forêt de *J. thurifera* L., Hautes-Alpes ..... 950 m
90. Moulin Faune, près de Saint-Crépin, Hautes-Alpes ..... 900 m
91. Plan de Phasy, Hautes-Alpes ..... 900 m
92. Rives du Torrent du Merdanel, entre Saint-Crépin et Mont-Dauphin, Hautes-Alpes ..... 900 m
93. Autour de la Fontaine de Réotier, Hautes-Alpes ..... 900 m
94. Au-dessus de L'Argentière-la-Bessée, Hautes-Alpes ..... 1.050 m
95. A la sortie de Cervières (en montant au Col d'Izoard), Hautes-Alpes ..... 1.600 m
96. Environs de Vars, Hautes-Alpes ..... 1.550 m
97. Près de Murs, 25 km au nord-est de Cavaillon, Vaucluse ..... 550 m
98. Environs de Vaison-la-Romaine, Vaucluse ..... 200 m
99. Plan de Canjuers, Var ..... 930 m
100. Forêt domaniale de la Sainte-Baume, près de L'Hôtellerie, Var . 660 m
101. Environs de Vauvenargues, au pied de la montagne Sainte-Victoire, Bouches-du-Rhône ..... 450 m
102. Près du Pic Saint-Loup, 30 km au nord de Montpellier, Hérault. 194 m

*P. alpina* 4 x.

103, 104. Col d'Izoard, Hautes-Alpes ..... 2.360 m
105. En montant du Col de la Cayolle au Mont Pelat, Basses-Alpes .. 2.600 m
106. Près du Camp militaire de Restefond, Basses-Alpes ..... 2.400 m
107. Col de la Lombarde, Alpes-Maritimes ..... 2.400 m
108. Environs des lacs de la Vallée des Merveilles, Alpes-Maritimes .. 2.200 m
109. Vallon de Salso Moreno, au-dessus de Saint-Etienne-de-Tinée, Alpes-Maritimes ..... 2.100 m
110. Massif de Las Donnas, au-dessus de l'arrivée du téléphérique, Alpes-Maritimes ..... 2.350 m
111, 112. Massif de Las Donnas, près de l'arrivée du téléphérique, Alpes-Maritimes ..... 2.300 m

*P. alpina* 2 x.

113. Les Sept Laux, massif de Belledonne, Savoie ..... 2.150 m
114. La Féclaz, au-dessus de Chambéry, Savoie ..... 1.300 m
115. Près du lac de Tignes, Savoie ..... 2.080 m
116. Haute vallée de l'Arc, Savoie ..... 2.000 m
117. Châtel, près du Col de Bassachaux, Haute-Savoie ..... 1.600 m

118. Nid d'Aigle, glacier de Bionnassay, Haute-Savoie ..... 2.400 m
119. Le Plenay, au-dessus de Morzine, Haute-Savoie ..... 1.650 m
120. Lac du Plan, au-dessus de l'Alpe de Venosc, Isère ..... 2.300 m
121. Plan du Carrelet, en amont de la Bérarde, Isère ..... 1.950 m
122. Base du Pied Moutet, au-dessus de l'Alpe de Venosc, Isère ..... 2.100 m
123. Lac Lauvitel, au-dessus de la Donchère (près de Bourg-d'Oisans), Isère ..... 1.700 m
124. Lac Besson, au-dessus de l'Alpe d'Huez, Isère ..... 1.900 m
125. Près du sommet de la Croix de Chamrousse, Isère ..... 2.000 m
126. Le Grand Som, en Chartreuse, Isère ..... 1.800 m
127. Col de Chirone, au-dessus du Col de Rousset, Drôme ..... 1.400 m
128. Pas de Chattons, au pied du Grand Veymont, Drôme ..... 1.950 m
129. Bords du torrent de Roche-Noire, entre les Cols du Lautaret et du Galibier, Hautes-Alpes ..... 2.350 m
130. Plateau d'Emparis, près du lac Lérié, Hautes-Alpes ..... 2.200 m
131. Col du Granon, au-dessus de Briançon, Hautes-Alpes ..... 2.400 m
132. Orcières, haute vallée du Drac, Hautes-Alpes ..... 1.800 m
133. Près du sommet du Mourin, Suisse ..... 2.000 m
134. Monts d'Allgaü, envoi du Jardin botanique de Lodz.
135. Sommet du Puy Ferrand, Auvergne ..... 1.750 m
136. Pentes du Puy de Sancy, Auvergne ..... 1.500 m
137. Cirque supérieur de l'Estarahne, Hautes-Pyrénées ..... 2.400 m

## I. — DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES RACES CHROMOSOMIQUES

Le *P. serpentina,* comme le *P. alpina,* comporte des races diploïdes (2 x = 12) et des races tétraploïdes (4 x = 24).

Dans la littérature, ces nombres ont déjà été mentionnés. Ainsi D. McCullagh (1934) signale, pour la première fois, le *P. serpentina* à 4 x = 24, mais sans donner l'origine de son matériel. J.W. Gregor et ses collaborateurs, dont nous avons déjà relaté les travaux, indiquent aussi ce nombre pour des plantes des montagnes d'Autriche (Seefeld - 1.240 m ; Scharnitz - 960 m). F. Earnshaw (1942), continuant les études des précédents auteurs, signale le *P. serpentina* à 2 x = 12, soit pour des échantillons qui lui ont été envoyés par McCullagh, soit pour d'autres dont la station d'origine n'est pas précisée. Mis à part ces spécimens en provenance de jardins botaniques, Earnshaw fait remarquer qu'il ne veut pas rapporter les autres échantillons qu'il a étudiés à un taxon déterminé. Un peu plus tard, K. Larsen (1954) étudiant du matériel suisse (récolté au Brienzer Rothorn, 2.300 m), correspondant au *P. serpentina,* le trouve à 2 x = 12. Enfin, K. Rahn (1966) signale cette espèce à 4 x = 24 (matériel des jardins botaniques d'Uppsala - Suède et de Udine - Italie).

En ce qui concerne le *P. alpina,* des comptages antérieurs ont été donnés par E. Heitz (1927), D. McCullagh (1934), R. Griesinger (1937 sur du matériel suisse), F. Earnshaw (1942). Tous ces auteurs ont

observé 24 chromosomes chez cette espèce. En outre, J.W. Gregor (1939, à propos d'échantillons bavarois et suisses), E. Doulat (1943, pour des plantes du jardin botanique du Lautaret), K. Rahn (1966, pour des plantes du jardin botanique de Rouen), P.G. Zhukova (1967, pour des plantes du jardin botanique arctico-alpin de Léningrad) mentionnent 2 x = 12.

Les données bibliographiques manquent quelquefois d'intérêt car elles ne peuvent être exploitées. En effet, il est assez rare que les auteurs précisent les stations naturelles dans lesquelles les échantillons étudiés ont été prélevés. D'autre part, le matériel issu des jardins botaniques ne peut être considéré qu'avec beaucoup de prudence. Enfin, il n'est pas toujours possible de rapporter un nombre chromosomique cité à un taxon précis. Par exemple, A. et D. Löve (1942), à propos de plantes scandinaves, signalent le *P. maritima* var. *borealis* selon la classification de N. Hylander en 1941 (= *P. alpina* d'Islande = *P. maritima* var. *glauca*) à 2 n = 24.

Le *P. maritima,* auquel les deux espèces précédentes ont souvent été rattachées, a été signalé comme espèce diploïde par H. Ekstrand (1918), D. McCullagh (1934 - Groenland), H.D. Wulff (1936 - Schleswig - Holstein), R. Griesinger (1937 - Nord de l'Allemagne, bord de la Baltique), H. Rohweder (1937 - Schleswig - Holstein), I.T. Tarnavaschi (1938 - bord de la mer Noire en Roumanie), J.W. Gregor (1939 - Europe du Nord et Amérique), H. Scheerer (1940 - Schleswig - Holstein), O. Hagerup (1941 - Danemark), F. Earnshaw (1942 - matériel de J.W. Gregor), L. Polya (1948 - Hongrie), A. et D. Löve (1956 - Islande), C.A. Jorgensen, Th. Sorensen et M. Westergaard (1958 - Groenland), I. et O. Hedberg (1964 - Suède), T.W. Bocher, J.P. Hjerting et K. Rahn (1963 - Argentine, province de Mendoza), K. Rahn (1966 - Argentine, province de Mendoza), A. Murin et Vachova (1967 - Slovaquie), Th. W.J. Gadella et E. Kliphuis (1968 - Hollande).

La majorité des plantes étudiées par D. Czapska (1961) étaient à 2 x = 12, mais, près de Jastarnia au bord de la baie de Puck (Pologne), des échantillons triploïdes (3 x = 18) ont été détectés. F. Earnshaw (1942) indique également ce dernier nombre pour des plantes arctiques mais obtenues après croisements expérimentaux entre individus diploïdes et individus tétraploïdes. Il signale aussi le *P. maritima* de l'Arctique à 4 x = 24. Enfin, J.E. de Mesquita Rodrigues (1954) a compté 24 chromosomes chez des individus du littoral portugais, ainsi que V. Sorsa (1962) chez des plantes de Finlande.

Bien que nous n'ayons pas de résultats concernant toute l'étendue de l'aire de répartition des *P. alpina* et *P. serpentina* (fig. n° 3), il nous a paru intéressant d'établir la distribution géographique des races diploïdes et des races tétraploïdes de ces deux taxons rencontrés dans la région explorée.

Fig. 3. — Aires de répartition du *P. alpina* et du *P. serpentina*, d'après la monographie de R. Pilger (1937). Les deux taxons sont sympatriques dans une partie de leur aire. Le *P. alpina* s'étend des Pyrénées au Tyrol, atteignant le Massif Central, les Alpes, la Sicile, la Macédoine. Le *P. serpentina* se rencontre des Alpes occidentales au Tyrol, mais aussi dans le Nord de l'Apennin et parviendrait jusqu'en Roumanie (Banat).

Fig. 4. — Répartition géographique des races diploïdes et tétraploïdes du *P. alpina* et du *P. serpentina* dans la région explorée et comparaison avec la limite d'extension des glaciations quaternaires, d'après F. Bourdier (1962). (L'échelle de la carte étant très petite, un point représente souvent plusieurs populations.)

A. — *P. serpentina.*

S'il est établi, d'une manière assez générale, que les taxons polyploïdes ont des répartitions géographiques différentes de celles des diploïdes correspondants, il semble impossible de formuler une règle au sujet de la distribution relative des formes polyploïdes (G.L. Stebbins, 1957 ; R. Gorenflot, 1958). « Tout ce que l'on peut dire est que les exigences écologiques des races polyploïdes sont différentes de celles des races diploïdes correspondantes » (C. Favarger, 1967). Dans le cas présent, les races diploïdes du *P. serpentina* se situent essentiellement dans l'ouest et le sud-ouest de la région considérée (19 populations), c'est-à-dire à la périphérie de celle-ci, tandis que les races tétraploïdes occupent les massifs centraux alpins (48 populations) et une partie des Alpes méridionales (22 populations). Toutefois, dans la haute vallée de la Durance, le *P. serpentina* 2 x (13 populations) voisine avec le *P. serpentina* 4 x (fig. n° 4).

En comparant la carte de distribution des races chromosomiques avec celle indiquant la limite d'extension maxima des glaciations quaternaires (fig. n° 4), on s'aperçoit que *les races diploïdes se rencontrent plutôt dans les régions non glaciées* (19 populations sur 32), alors que *les races tétraploïdes sont nombreuses dans les territoires qui ont été occupés par les glaciers* (48 populations sur 70). Pour expliquer cette répartition, on peut admettre avec C. Favarger (1967) que les diploïdes des régions non glaciées « occupent une situation de reliques » et les polyploïdes, les régions « fortement perturbées par des événements géologiques ou climatiques et notamment par les glaciations ». On serait alors en présence d'un exemple illustrant l'hypothèse de G.L. Stebbins (1942-1950) selon laquelle les polyploïdes envahissent les territoires neufs d'une part, parce que, défavorisés vis-à-vis des diploïdes dans les associations où ces derniers sont adaptés, ils doivent trouver des territoires nouveaux et, d'autre part, parce que lors d'un bouleversement géologique, les taxons séparés géographiquement peuvent se trouver mis en contact et ainsi donner naissance à des allopolyploïdes qui occuperont des territoires différents de ceux des espèces parentales.

Si les populations diploïdes étudiées occupent une situation de reliques dans les régions non glaciées au quaternaire, comment expliquer la présence des populations diploïdes du Briançonnais qui, lui, n'a pas été épargné par les glaciations ? Il n'est pas interdit de supposer que les premières puissent reconquérir le terrain par les vallées internes alpestres, notamment par la vallée de la Durance. J. Braun-Blanquet (1961) pense que l'amélioration du climat au cours de la période atlantique qui a suivi la grande glaciation du Würmien a favorisé l'avancée vers le Nord des éléments méditerranéens. Il ajoute, « c'est probablement à cette époque que la végétation subméditerranéenne et méditerranéo-montagnarde a franchi les cols alpins pas trop élevés pour s'installer au centre et au bord de la dorsale principale ».

Cette hypothèse n'éliminerait pas forcément une autre origine pour les diploïdes briançonnais ou une partie d'entre eux. En effet, ils pourraient également provenir d'individus réfugiés sur des nunatakker et qui, de là, se seraient établis à nouveau sur le terrain perdu au moment de la glaciation. C. Favarger (1967-1970) pense qu'il aurait existé des refuges situés au sud-ouest, au sud-est et au nord-est de la chaîne alpine. J. Chardonnet (1948), dans son étude sur le relief des Alpes du Sud, mentionne l'existence de nunatakker dans toute la région. Ainsi, à propos du glacier de l'Ubaye formant un puissant glacier de vallée, il remarque « ...seules émergeaient les bosses arrondies du gros Ferrant et de la Gypière ». Dans le Gapençais, « les dépôts morainiques (Würmien) recouvrent tous les crêts même les plus élevés, sauf le Mont Colombis à 1.726 m, qui peut-être s'élevait seul comme un nunatak au-dessus de l'immense champ glaciaire » ; plus au nord « une langue glaciaire large d'au moins 10 km d'où seul émergeait le Puy de Manse renforçait le glacier du Drac ». Donc, pendant toute la période des grandes glaciations, les vallées alpines étaient ensevelies sous une épaisse carapace de glace dominée par quelques nunatakker portant une végétation que l'on peut supposer comparable à celle que l'on rencontre actuellement à la limite supérieure de l'étage alpin, et composée d'espèces chassées de leur territoire par les glaciers.

Nous émettrons cependant une réserve sur cette dernière hypothèse, car si ces populations diploïdes se sont effectivement réfugiées sur ces nunatakker et ont supporté les conditions sévères qui y régnaient, on pourrait s'attendre à rencontrer de nos jours à l'étage alpin le *P. serpentina* diploïde. Or, ce n'est presque jamais le cas (1), c'est pourquoi nous préférons la première hypothèse à la seconde, à savoir l'invasion de la zone centrale par les populations diploïdes périphériques, remontant par les vallées internes.

Les races tétraploïdes du *P. serpentina* n'occupent pas uniquement les territoires qui ont été glaciés. En effet, on les rencontre, par exemple, dans les Alpes-Maritimes à Caussols, au Plan du Peyron : régions des Alpes méridionales épargnées par la couverture glaciaire. On peut alors penser que ces populations viennent des Alpes internes et s'installent peu à peu à la place des diploïdes.

La polyploïdie est une réussite chez le *P. serpentina* comme chez la plupart des espèces. En effet, l'aire du taxon tétraploïde semble s'étendre vers l'Est puisque nous l'avons rencontré dans les Grisons (Suisse) et aussi en Italie du Nord. D'autre part, en Autriche, les échantillons étudiés par J.W. Gregor étaient également à 24 chromosomes, ainsi qu'il l'a été dit précédemment. Cette extension vers l'est de l'aire du polyploïde n'est pas spéciale au *P. serpentina*. C. Favarger (1962-1970)

(1) Seules deux populations contiguës (l'une sur rocher, n° 71, l'autre en pelouse, n° 72) que nous pensons devoir rapporter au *P. serpentina* diploïde ont été rencontrées au bas de l'étage alpin (au-dessus de l'Alpe de Venosc).

fait remarquer « que l'aire du polyploïde soit plus orientale dans la majorité des cas signifie que les Alpes occidentales ont été plus rapidement libérées des glaces que les Alpes orientales, ce qui déplace à l'est le point de rencontre des sippes réimmigrées et le lieu de formation des polyploïdes ».

B. — *P. alpina.*

Cette espèce occupe des territoires situés à l'intérieur des zones glaciées. L'aire des populations diploïdes (25 populations) est supérieure à celle des tétraploïdes (10 populations), mais il faut remarquer que nos résultats couvrent une partie seulement de l'aire totale de répartition du taxon ce qui, à première vue, pourrait expliquer la contradiction apparente avec l'opinion de C. Favarger (1967). D'après cet auteur, dans la plupart des cas, l'aire des polyploïdes est plus vaste que celle des diploïdes, les polyploïdes de formation récente ayant un pouvoir d'expansion considérable.

En fait, il semble bien que le *P. alpina* fasse exception à cette règle comme par exemple le *P. coronopus* (R. Gorenflot et M. Guinochet, 1952 - R. Gorenflot, 1960). En effet, nous n'avons rencontré, jusqu'à présent, dans le Massif Central, les Pyrénées, les Alpes d'Allgaü (Allemagne) que des individus diploïdes. Rappelons que sur des échantillons bavarois et suisses (Allgaü, Davos, Faxthal), J.W. Gregor a déterminé aussi 2 x = 12. Dans le cas présent, l'aire de distribution des diploïdes serait donc bien plus étendue que celle des tétraploïdes. Il semblerait que ceux-ci n'aient pas encore colonisé de grandes surfaces, soit que leur expansion ait été arrêtée par quelque obstacle naturel (G. Tischler et H.D. Wulff, 1956 - C.D. Darlington, 1957), ou qu'elle soit d'origine récente.

En fait, l'extrême petitesse de l'aire occupée par les tétraploïdes interdit de tirer une conclusion de la comparaison de cette aire et de celle des diploïdes. En revanche, il est intéressant de rappeler que le cas du *P. alpina* n'est pas unique dans les Alpes-Maritimes. Dans cette région, on trouve également d'autres « polyploïdes localisés » (Favarger, 1970), tels le *Festuca dura* (M. Bidault, 1968) et le *Primula marginata* (A. Kress, 1963, 1969 - C. Favarger, 1965, 1969).

## II. — CARYOTYPES

F. Earnshaw (1942) signale chez les individus qu'il étudie (en taxonomie classique ces individus sont à rapporter, suivant les cas, au *P. maritima,* au *P. juncoides,* au *P. oliganthos* ou au *P. serpentina*), des chromosomes mitotiques assez minces à constriction primaire médiane à subterminale. En outre, chez les individus diploïdes, deux chromosomes à constriction primaire subterminale sont pourvus de satellites.

E. Doulat (1943) remarque que le *P. alpina* diploïde présente deux chromosomes satellitifères.

Selon D. McCullagh (1934), les caryogrammes du *P. serpentina* (4 x) et du *P. alpina* (4 x) ne différeraient que par la présence de quatre chromosomes satellitifères chez le *P. alpina*. Les formules indiquées sont 4 ($A^x$, A, B, C, D, $C^x$) pour celui-ci et 4 (A, A, B, C, D, $C^x$) pour *P. serpentina* :

A : chromosome à constriction primaire terminale,
$A^x$ : chromosome porteur de satellite,
B : chromosome à constriction primaire subterminale,
C : chromosome à constriction primaire submédiane,
D : chromosome à constriction primaire médiane,
$C^x$ : chromosome à constriction secondaire.

Toutes les observations que nous avons faites ont montré que, pour chaque race diploïde, les caryotypes du *P. alpina* et du *P. serpentina* sont identiques ou du moins très voisins.

Dans les deux cas et par génome, il a été mis en évidence au moins un chromosome satellitifère à constriction primaire subterminale (ce qui est conforme aux observations de F. Earnshaw), le satellite étant porté par le bras le plus court. Il a été facile aussi de reconnaître un chromosome à constriction médiane. Quant aux autres chromosomes, il semble qu'ils montrent une constriction submédiane pour deux d'entre eux, une constriction subterminale pour les deux autres, mais les différences entre ces deux types sont souvent difficiles à apprécier (fig. n° 5 A et B).

Certaines observations, aussi bien chez le *P. alpina* que chez le *P. serpentina,* ont permis de mettre en évidence, dans chaque génome, un second chromosome satellitifère, également à constriction primaire subterminale, mais le satellite était alors porté par le bras le plus long.

Nous ne donnons pas de dimensions absolues pour chaque type chromosomique, nos études ayant été effectuées le plus souvent à partir d'écrasements. De plus, selon le moment de la fixation, les chromosomes sont plus ou moins spiralisés et, par conséquent, leur longueur plus ou moins variable. Néanmoins, en comparant leurs dimensions relatives, nous avons pu discerner quatre couples de chromosomes moyens et deux couples de grands.

Chez les races tétraploïdes du *P. serpentina,* nous avons reconnu (fig. n° 6 A) six couples de chromosomes à constriction subterminale, dont deux au moins sont porteurs de satellites (pour un couple, le satellite est porté par le bras court, et pour l'autre par le bras long), deux couples à contriction médiane et quatre couples à contriction submédiane.

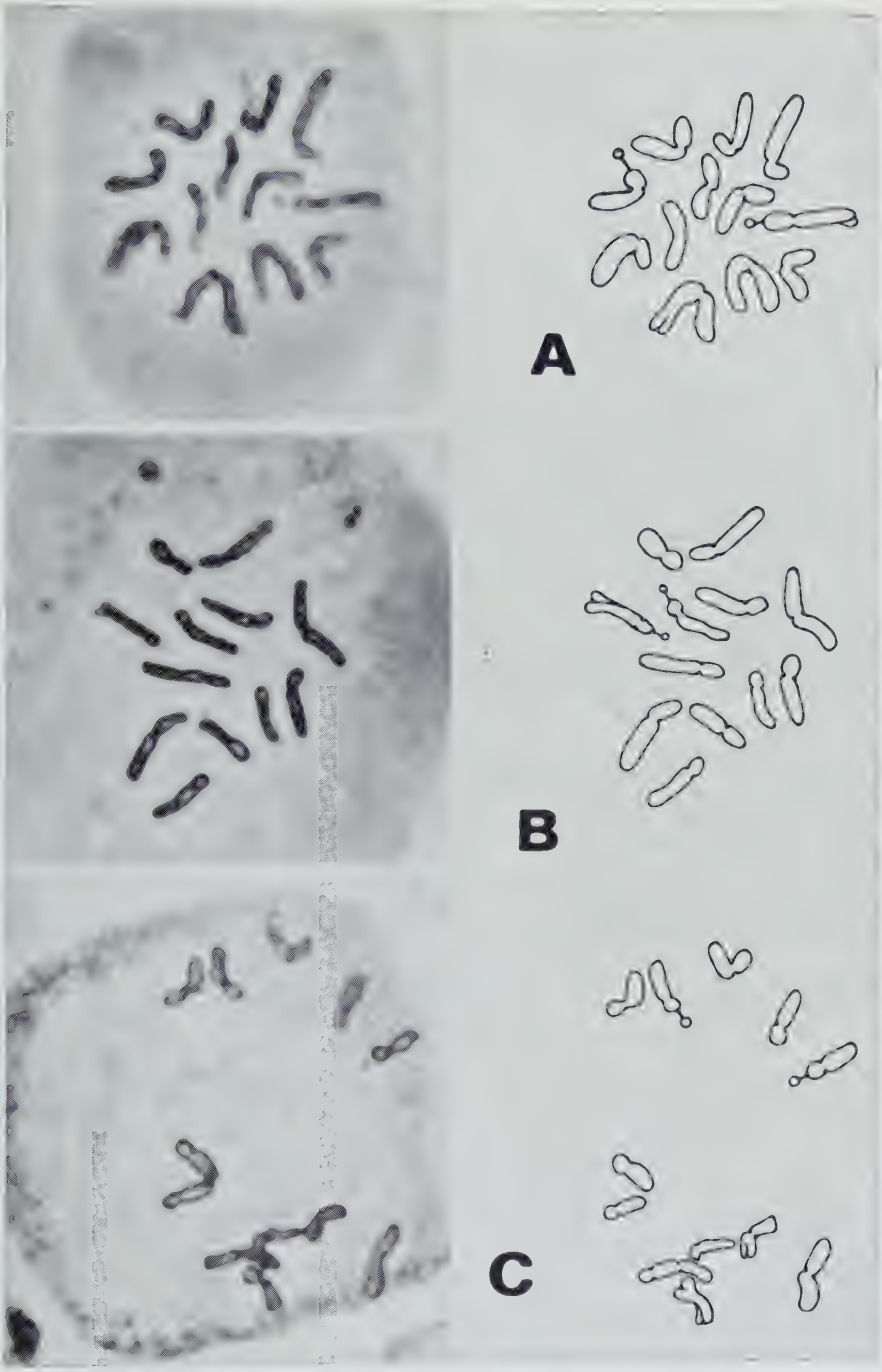


Fig. 3. — Plaques métaphasiques de races diploïdes (× 3200).
A : *P. alpina*, près du lac de Tignes (n° 115). — B : *P. serpentina*, rives du torrent de Merdanel (n° 92). — C : *P. maritima*, près de la source pétrifiante de Saint-Nectaire.

En comparant ces observations avec celles faites chez les races diploïdes, on s'aperçoit que, chez les tétraploïdes, on retrouve quatre fois les types chromosomiques des diploïdes, à l'exception de 4 satellites qui n'ont pas été décelés. La difficulté de rencontrer des plaques métaphasiques dont les huit chromosomes satellitifères sont tous orientés de telle manière que les huit satellites soient visibles peut en être la cause.

Les plaques métaphasiques obtenues pour les races tétraploïdes (fig. n° 6 B) du *P. alpina* n'ont pas permis de définir avec assez de précision le caryotype de ce dernier. Cependant, sans que nous puissions l'affirmer catégoriquement, il semble que l'on soit encore en présence du même caryotype, comme chez les races diploïdes du *P. alpina* et du *P. serpentina* (fig. n° 6 C).

Le caryotype du *P. maritima* paraît se présenter conforme à celui des deux espèces diploïdes envisagées ci-dessus (fig. n° 5 C).

De même, le *P. subulata,* espèce morphologiquement voisine des *P. serpentina, P. maritima, P. alpina* et assez fréquente dans le sud de la France, en Ligurie, Sardaigne, Sicile, présente 12 chromosomes. Ce sont des échantillons récoltés dans la région de Banyuls qui ont servi à notre étude. Son caryotype semble assez proche de celui du *P. serpentina.*

## III. — PHYTOSOCIOLOGIE

L'intérêt des études phytosociologiques en liaison avec tout travail d'ordre taxonomique est important. En effet, « chaque fois qu'une espèce participe à plusieurs associations bien distinctes, on peut se demander si elle n'y est pas représentée par des types différents même si ceux-ci ne sont pas immédiatement discernables morphologiquement » (M. Guinochet, 1955). Les exemples d'espèces chez lesquelles on a découvert des écotypes grâce à la phytosociologie zuricho-montpelliéraine, ne manquent pas. Ainsi dans le cas de l'espèce collective *Molinia coerulea* (L.) Mœnch., M. Guinochet et G. Lemée (1950) ont montré que les données phytosociologiques représentent d'excellents caractères diagnostiques pour isoler les différentes variétés. De même, à propos du *Festuca glauca* Lamk., on rencontre, en Bourgogne, deux types de populations que les seuls caractères morphologiques rendent difficiles à distinguer au premier abord. Or, M. Bidault (1968) a montré que « les populations localisées dans l'alliance du *Xerobromion erecti* Br. Bl. des plateaux calcaires sont constituées d'individus tétraploïdes que l'on doit rapporter au var. *euglauca* tandis que les populations localisées dans les groupements du *Thero-Airon* Tuxen des versants siliceux du Morvan sont, au contraire, formées d'individus diploïdes que l'on doit rapporter au var. *pallens.* Dans ce cas, la localisation géographique et la position sociologique sont des critères diagnostiques beaucoup plus importants que l'ensemble des caractères morphologiques ».

Fig. 6. — Plaques métaphasiques de races tétraploïdes (× 3200).
A : *P. serpentina*, près de Comps (n° 37). — B : *P. alpina*, Vallon de Salso Moreno (n° 109). — C : Idiogramme correspondant (seuls les chromosomes d'un génome ont été figurés).

Nous avons vu précédemment combien il était difficile pour le botaniste de distinguer nos deux espèces d'après les seuls critères morphologiques. Il nous importait donc de savoir si la phytosociologie pourrait nous aider dans la discrimination des taxons.

Cette étude n'est pas complète car elle demanderait à elle seule un long travail. En outre, les relevés accompagnant nos récoltes ont, dans certains cas, été effectués soit à une époque de l'année où les principales espèces végétales étaient absentes ou difficilement reconnaissables, soit dans des phytocénoses mixtes où la végétation n'était pas homogène.

A. — *P. alpina.*

Ce taxon croît à des altitudes élevées (2.000 - 2.500 m). Cependant, *P. alpina* diploïde peut se rencontrer à 1.300 m, mais dans la partie nord des Alpes françaises.

Les races diploïdes de cette espèce se trouvent essentiellement dans les combes à neige de l'étage alpin, c'est-à-dire dans des terres noires riches en humus, décalcifiées tout au moins en surface, à cause de la forte pluviosité caractérisant le climat alpin. Les associations que nous avons reconnues (tableau n° 4) et dans lesquelles son coefficient d'abon-

TABLEAU IV

*Populations du* P. alpina *classées selon les Alliances auxquelles appartiennent les individus d'association dans lesquels les échantillonnages ont été effectués.*

| | *P. alpina* 4 x | *P. alpina* 2 x |
|---|---|---|
| *Arabidion coeruleae* | N° 110, Las Donnas, au-dessus de l'arrivée du téléphérique | N° 129, bords du torrent de Roche-Noire, entre les Cols du Lautaret et du Galibier |
| *Caricion curvulae* | N° 111, Las Donnas, près de l'arrivée du téléphérique (*Festucetum halleri semperviretosum* Br. Bl. emend. Guinochet)<br>N° 106, près du Camp militaire de Restefond (*Caricetum curvulae elynetosum* Br. Bl.) | N° 130, Plateau d'Emparis (*Caricetum curvulae*)<br>N° 131, Col du Granon (*Festucetum halleri* Br. Bl. em. Guinochet) |
| *Seslerion coeruleae* | N° 112, Las Donnas, près de l'arrivée du téléphérique<br>N° 103, Col d'Izoard (ass. à *Festuca violacea* et *Trifolium Thalii* Br. Bl.)<br>N° 104, Col d'Izoard (*Seslerieto-Avenetetum montanae* Lippmaa) | |
| *Nardion strictae* | N° 109, Vallon de Salso Moreno (ass. à *Alopecurus Gerardi* et *Ranunculus pyreneus* Guinochet) | N° 133, près du sommet du Mourin (ass. à *Alopecurus Gerardi* et *Ranunculus pyreneus* Guinochet) |

dance-dominance est toujours fort (4-5) se rangent dans les alliances du *Caricion curvulae* Br. Bl., de l'*Arabidion coeruleae* Br. Bl. ou du *Nardion strictae* Br. Bl. En outre, J. Braun-Blanquet (1948) le signale dans différentes associations du *Salicion herbaceae* Br. Bl. Dans toutes ces associations, il est classé parmi les compagnes principales.

M. Guinochet (1938) a signalé *P. serpentina* dans les associations du *Festucetum halleri semperviretosum* (*Caricion curvulae*), à *Festuca violacea* et *Trifolium Thalii*, du *Seslerieto-Avenetetum montanae* (*Seslerion coeruleae*) et à *Ranunculus pyreneus* et *Alopecurus Gerardi* (*Nardion strictae*) des Alpes-Maritimes. Dans quelques-uns des individus d'association correspondant à ces groupements, nous avons effectué des échantillonnages aussi bien dans les Alpes-Maritimes (Massif de Las Donnas n° 111-112, Vallon de Salso Moreno n° 109) que dans les Hautes-Alpes (Col d'Izoard n° 103-104). Nous avons déterminé ces plantes comme se rapprochant plus du *P. alpina* que du *P. serpentina*. Dans une publication ultérieure, nous reviendrons sur les relations existant entre ces deux espèces.

Dans l'immédiat, il n'a pas été possible de distinguer du point de vue phytosociologique les races diploïdes des races tétraploïdes, mais il n'est pas interdit de penser que l'on pourrait y parvenir en multipliant le nombre de relevés relatifs à des stations où se rencontrent les uns ou les autres.

B. — *P. serpentina.*

Les races diploïdes n'atteignent jamais des altitudes élevées (200 à 1.000 m pour ceux de la zone externe, environ 1.000 m pour ceux de la zone interne, sauf les populations de Vars et de Cervières récoltées à 1.600 m d'altitude) (1).

En ce qui concerne les races tétraploïdes, il faut distinguer deux catégories :

*a*) celles de l'étage subalpin, que l'on rencontre le plus souvent dans les pelouses des massifs centraux alpins (1.700 à 2.300 m), pouvant parvenir à l'étage alpin ;

*b*) celles de l'étage montagnard, soit dans la zone périphérique, soit dans la zone des massifs centraux et atteignant parfois la limite inférieure de l'étage subalpin.

Cette distribution des races 2 x et 4 x en fonction de l'altitude est comparable à celle observée par C. Favarger (1964) chez les *Erysimum*

(1) Nous désignons par zone externe et par zone interne, les régions situées respectivement à la périphérie des massifs alpins ou au cœur de ces massifs. Ces termes ont ici une utilisation purement géographique sans rapport avec les définitions données par les Géologues.

où en Europe le type diploïde (= *E. grandiflorum* Desf.) se rencontre aux basses altitudes et « a engendré des polyploïdes montagnards tels que *E. helveticum* (Jacq.) D. C. avec ses deux sous-espèces, l'une tétraploïde et l'autre octoploïde ». De même, les polyploïdes du *Biscutella laevigata* L. préféreraient les altitudes élevées (C. Favarger, 1967). Toutefois, ces distributions ne sont pas générales.

1° *Les races diploïdes.*

Le *P. serpentina* diploïde est une plante des étages collinéen et montagnard. Il pousse sur des terrains marneux ou marno-calcaires pouvant rester pendant longtemps gorgés d'eau, ou bien sur des pentes marno-calcaires ravinées par les pluies, mais il supporte très bien les périodes de sécheresse plus ou moins longues qui donnent à ce genre de sol un certain caractère xérophile. On peut le rencontrer dans des peuplements monospécifiques avec recouvrement faible.

Les associations dans lesquelles nous l'avons récolté (tableau n° 5) se rattachent aux *Deschampsion mediae* Br. Bl., *Molinio-Holoschoenion* Br. Bl., *Stipeto-Poion carniolicae* Br. Bl., *Aphyllanthion* Br. Bl., *Ononido-Pinion* Br. Bl.

Dans le *Deschampsietum mediae* Br. Bl. et Pawlowski, il est considéré comme une caractéristique de l'association, et dans les autres groupements comme compagne.

2° *Les races tétraploïdes.*

D'une façon générale, les tétraploïdes occupant principalement les massifs alpins internes se rencontrent à des altitudes plus élevées que les précédents. Cependant, ceux qui vivent à l'étage montagnard et parfois à l'étage subalpin sont des compagnes de quelques associations du *Mesobromion* Br. Bl. et Moor em. Oberd. du *Stipeto-Poion carniolicae* Br. Bl. (associations se rencontrant vers 1.500 - 1.700 m d'altitude, alors que celles où croît *P. serpentina* diploïde atteignent 900 m seulement), du *Sedo-Scleranthion* Br. Bl., de l'*Aphyllanthion* Br. Bl. et de l'*Ononido-Pinion* Br. Bl. (tableau n° 5).

Nous avons signalé précédemment, à propos du *P. serpentina* 2 x, que nous l'avions rencontré dans quelques associations rapportées à l'*Aphyllanthion,* au *Stipeto-Poion carniolicae,* à l'*Ononido-Pinion.* Dans ce cas, notons que, pour une même association, les races diploïdes et les races tétraploïdes du *P. serpentina* se répartissent dans des individus différents de cette association. Une étude phytosociologique plus fine devrait probablement permettre de définir des sous-associations dans lesquelles on rencontrerait soit l'une soit l'autre.

Quant aux individus du *P. serpentina* 4 x qui préfèrent les altitudes de l'étage subalpin où se rencontre aussi le *P. alpina,* on les trouve, le plus souvent, comme compagne également dans des associations se rat-

tachant au *Mesobromion* Br. Bl. et Moor. em. Oberd., au *Xerobromion* Br. Bl. et Moor., au *Seslerion coeruleae* Br. Bl., au *Festucion variae* Br. Bl. essentiellement, au *Triseto-Polygonion Bistortae* Br. Bl., enfin, dans le groupement à *Berardia lanuginosa* et *Brassica repanda* Guinochet (*Thlaspeion rotundifolii* Br. Bl.). On peut encore le trouver dans quelques associations du *Nardion strictae* Br. Bl. (tableau n° 5).

Ainsi le *P. serpentina* et le *P. alpina* peuvent se rencontrer dans les mêmes associations se rapportant au *Seslerion coeruleae* et au *Nardion strictae*. Cependant il s'agit d'individus d'association différents. D'une façon générale, tous les *Plantago* de l'étage subalpin sont mal caractérisés. Ultérieurement, en précisant les relations entre les deux espèces, cette remarque intéressante sera mieux comprise.

De l'étage collinéen à l'étage alpin, nous avons en quelque sorte une série de relais entre les différents taxons et les différentes races.

Etage collinéen ..... *P. serpentina* 2 x.
Etage montagnard .... *P. serpentina* 2 x et 4 x.
Etage subalpin ..... *P. serpentina* 4 x.
Etage alpin ..... *P. serpentina* 4 x, *P. alpina* 2 x et 4 x.

On est conduit à distinguer deux types de *P. serpentina* tétraploïde, l'un de basse altitude comme *P. serpentina* diploïde, l'autre de moyenne et haute altitudes comme les *P. alpina* 2 x ou 4 x. Le premier type correspond à des individus récoltés soit dans la zone externe, soit dans la zone interne.

M. Guinochet (1938) signale le *P. serpentina* en tant que compagne dans le *Salicetum herbaceae* Br. Bl. L'auteur indique que cette association couvre le fond des combes à neige et se trouve cantonnée au-dessus de 2.400 m dans les Alpes-Maritimes. L'écologie du *P. alpina* pourrait nous faire penser aussi à cette espèce, mais nous aurons l'occasion, dans un chapitre ultérieur, de revenir sur les relations entre les deux taxons. La même remarque s'appliquerait aussi au *P. serpentina* considéré par M. Guinochet (1938) comme différentielle, d'une part de la sous-association à *Carex sempervirens* Guinochet du *Festucetum Halleri* Br. Bl. em. Guinochet et, d'autre part, de la sous-association à *Nardus stricta* du *Trichophoretum cespitosi alpinum* Beger em. Guinochet.

J. Braun-Blanquet (1961) a noté *P. serpentina* en tant que compagne dans des associations du *Stipeto-Poion xerophilae* Br. Bl. et Tuxen. Il est considéré par G. Pottier-Alapetite (1943) comme une des caractéristiques de l'association à *P. serpentina* et *Tetragonolobus siliquosus* (*Mesobromion*) et par G. de Bannes Puygiron (1933) de l'association à *Festuca ovina* et *Linum salsoloides* (*Therobrachipodion* Br. Bl.).

Un regard sur le tableau n° 5, réunissant nos populations selon les groupements dans lesquels elles ont été récoltées, révèle que le *P. serpentina* 2 x et le *P. serpentina* 4 x de l'étage montagnard se rencontrent,

TABLEAU V

*Populations du* P. serpentina *classées selon les Alliances auxquelles appartiennent les individus d'association dans lesquels les échantillonnages ont été effectués.*

| | ZONE INTERNE | | | ZONE EXTERNE | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 4 x SUBALPINS | 4 x MONTAGNARDS | 2 x | 4 x MONTAGNARDS | 2 x |
| *Thlaspeion rotundifolii* | N° 65 Massif de Las Donnas, près de l'arrivée du téléphérique (*Berardieto-Brassicetum repandae* Guinochet) | | | | |
| *Seslerion coeruleae* | N° 66 Massif de Las Donnas, près de l'arrivée du téléphérique (*Seslerieto-Avenetetum montanae* Guinochet). | | | | |
| *Triseto-Polygonion Bistortae* | N° 19 Avant le Col d'Izoard (côté Briançon).<br>N° 20 Près de l'Echalp (*Trisetetum flavescentis* (Schöter) Brock. Jer.). | | | | |
| *Nardion strictae* | N° 68 En montant de Bourg-Saint-Pierre au Mourin.<br>N° 59 Vallon de Salso Moreno (ass. à *Alopecurus gerardi* et *Ranunculus pyreneus* Guinochet). | | | | |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *Festucion variae* | N° 61 Alentours du Camp des Fourches.<br>N° 58 Près de Bouzieyas.<br>N° 56 Massif de l'Aution.<br>N° 18 Près du Col de Vars.<br>N° 24 Au-dessus du Col de Glaize.<br>N° 21 Au-dessous du Belvédère du cirque du Mont Viso.<br>N° 26 Au-dessus du Col du Lautaret (*Festucetum spadiceae* Guinochet).<br>N° 29 Entre le Chazelet et le Plateau d'Emparis. | | | | |
| *Mesobromion erecti* | N° 62 Alentours d'Auron.<br>N° 10 Prairie, près des Chalets de La Roche-Baron (*Mesobrometum*). | | | N° 49 Plateau de Caussols.<br>N° 46 Plan du Peyron (*Mesobrometum*). | |
| *Xerobromion erecti* | N° 63 Alentours d'Auron (*Onosmeto-Astragaletum* Lacoste). | | | | |

TABLEAU V (suite)

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *Stipeto-Poion carniolicae* | | N° 14 Au-dessus de Puy-Chalvin (*Trifolieto-Phleetum nodosae* Br. Bl.).<br>N° 13 Puy-Saint-André (*Herniarieto-Agropyretum* Br. Bl.).<br>N° 12 Rochers près des chalets de La Roche-Baron (*Koelerieto-Astragaletum vesicariae* Br. Bl.). | N° 92 Rives du Torrent du Merdanel.<br>N° 90 Moulin Faune (*Koelerieto-Astragaletum vesicariae* Br. Bl.). | | |
| *Aphyllanthion* | | | | N$^{os}$ 38 et 39 Près de La Bastide.<br>N° 37 Près de Comps.<br>N° 48 Plateau de Caussols.<br>N$^{os}$ 43 et 44 Plan du Peyron.<br>N° 42 Col de Clavel.<br>N° 41 Les Grangues.<br>N° 40 Près du Logis-du-Pin.<br>N° 33 Col de Luens.<br>N$^{os}$ 34 et 35 Haute vallée de l'Esteron.<br>N° 52 Environs de Thorenc (*Ononideto-carlinetum* Guinochet n.p.). | N° 76 Environs de Luc-en-Diois.<br>N° 99 Plan de Canjuers.<br>N° 85 Montjay.<br>N° 73 Avant Chamaloc. (*Ononideto-carlinetum* Guinochet n.p.). |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *Sedo-Scleranthion* | | N° 9 Rochers de Saint-Martin-des-Queyrières.<br>N° 11 Au-dessus des chalets de La Roche-Baron (*Sedetum brigantiacum* Br. Bl.). | | | |
| *Ononido-Pinion* | | N° 8 Le Chapin (*Onobrychideto-Pinetum* Br. Bl.).<br>N° 15 Avant le Col de Mont-Genèvre (*Ononido-Pinetum* Br. Bl.). | N° 96 Environs de Vars (*Onobrychideto-Pinetum* Br. Bl.). | | |
| *Deschampsion mediae* | | | | | N° 102 Près du Pic Saint-Loup.<br>N° 100 Sainte-Baume. (*Deschampsietum mediae* Br. Bl. et Pawlowski). |
| *Molinio-Holoschoenion* | | | N° 89 Au-dessus de Saint-Crépin.<br>N° 93 Autour de la Fontaine de Réotier. | | |

le plus souvent, dans des associations à caractères xériques, comme celles se rattachant au *Stipeto-Poion carniolicae,* à l'*Aphyllanthion* ou à l'*Ononido-Pinion.* R. Pilger (1937) fait remarquer que la variété *integralis* du *P. maritima* est une forme « de stations particulièrement sèches de l'intérieur ». Devant les difficultés rencontrées pour reconnaître les variétés *integralis* et *serpentina,* il n'est pas interdit de penser que Pilger faisait allusion à des stations comparables aux nôtres.

Ainsi que nous l'avons montré dans une précédente étude (1965), dans des associations végétales bien définies, les *P. serpentina* et *P. alpina* sont assez typiquement différents. Cependant, certaines associations renferment des individus mal caractérisés, ce sont ceux de l'étage subalpin.

Dans les groupements représentant des zones de transition entre diverses associations, il devient très difficile de rapporter les individus à l'une ou l'autre des deux espèces. Il est permis de penser que ce sont les taxons susceptibles d'échanges géniques qui occupent des groupements mal caractérisés. C'est pourquoi nous devons chercher dans l'hybridation une des causes possibles du polymorphisme du *P. alpina* et du *P. serpentina* (soit diploïde, soit tétraploïde). Cette hypothèse sera discutée dans une autre publication.

## IV. — pH DU SOL

La détermination du pH a été faite par des méthodes colorimétriques à l'aide des deux indicateurs : bromothymol bleu et rouge de phénol.

### A. — *P. alpina.*

Les mesures de pH ne permettent pas toujours de séparer les individus diploïdes des individus tétraploïdes. Les premiers ont peu d'exigences puisque les pH compris entre 5 et 7,4 leur conviennent. Cependant, on les rencontre dans 70 % des cas dans les terrains acides ($pH \leqslant 6$). Au contraire, les seconds préfèrent des terrains dont le pH varie seulement entre 6 et 6,7 (fig. n° 7).

### B. — *P. serpentina.*

Les populations diploïdes occupent des stations à pH élevé ($pH = 8$ : 70 % des cas — $pH > 8$ : 30 % des cas), alors que les populations tétraploïdes acceptent un éventail de valeur du pH beaucoup plus large (6 à 9 et plus). Les populations poussant sur sol légèrement acide (6 à 6,8 : 60 % des cas) correspondent à la plupart de celles de l'étage subalpin,

tandis que les tétraploïdes de l'étage montagnard se récoltent toujours en terrain basique (7,5 < pH < 9) (fig. n° 7).

Ces résultats nous montrent, encore une fois, que dans les échantillons du *P. serpentina*, les uns se rapprochent du *P. alpina*, les autres du *P. serpentina* 2 x.

En comparant les amplitudes de pH tolérées par les deux espèces, on remarque qu'elles s'excluent totalement en ce qui concerne les formes

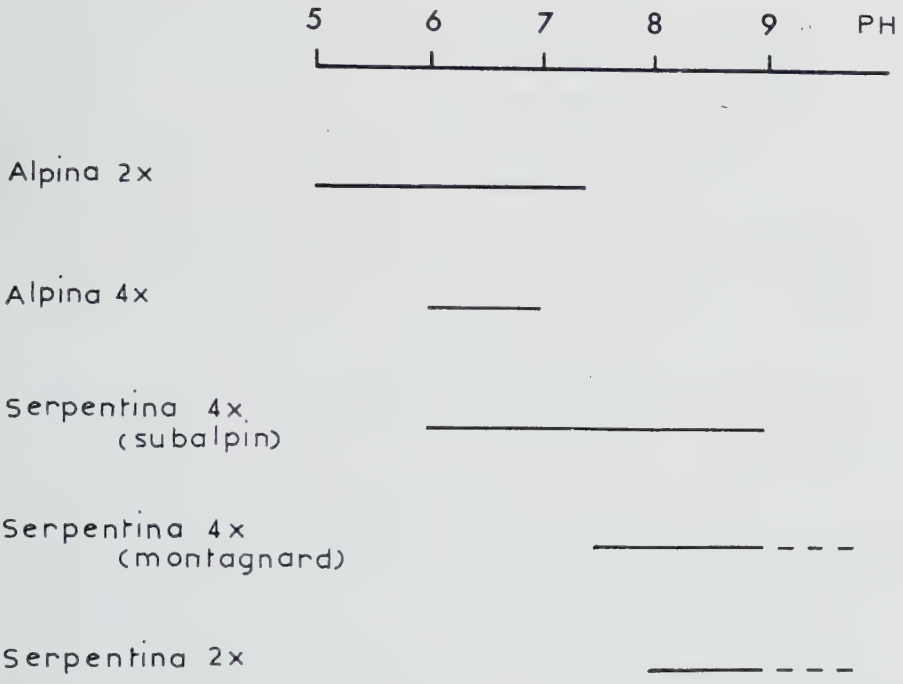


Fig. 7. — Amplitudes de pH tolérées par les différentes populations du *P. alpina* et du *P. serpentina*.

diploïdes. Nous sommes en présence d'une barrière d'isolement écologique. Par contre, les gammes de pH indiquées pour les populations tétraploïdes des deux espèces se chevauchent. Il faut remarquer toutefois que ce sont les tétraploïdes subalpins du *P. serpentina* qui ont des exigences vis-à-vis de l'acidité du sol identiques à celles du *P. alpina* tétraploïde. Ces deux espèces, lorsqu'elles sont représentées par des races tétraploïdes, auraient donc la possibilité de vivre à proximité les unes des autres et d'échanger alors des gènes.

La position intermédiaire du *P. serpentina* 4 x et du *P. alpina* 4 x entre *P. alpina* 2 x et *P. serpentina* 2 x suggère l'idée qu'ils pourraient être d'origine hybride.

## V. — L'ÉPOQUE DE LA FLORAISON

Stebler et Schroeter (*in* R. Pilger, 1937) font remarquer que la floraison du *P. alpina* est plus précoce que celle du *P. serpentina* (fin avril dans les cultures expérimentales de Zurich - 460 m ; début juin dans les alpages - 1.782 m). F. Earnshaw (1942) signale qu'en culture les individus tétraploïdes fleurissent plus tardivement et plus longuement que les diploïdes.

Nos observations permettent d'établir que dans les conditions naturelles, le *P. alpina* ne fleurit guère avant juillet, les stations élevées où il pousse habituellement étant recouvertes par la neige tard dans la saison. Quant au *P. serpentina* que l'on rencontre à des altitudes beaucoup plus variées, sa floraison est probablement en relation avec l'altitude et la latitude où il croît. Remarquons toutefois que, dans la plupart des flores, on indique pour la période de floraison des deux espèces : juin à août.

Nous avons suivi pendant plusieurs années nos populations dans le jardin expérimental d'Orsay où elles se trouvaient dans les mêmes conditions. Les deux espèces ont toujours présenté un net décalage de floraison.

A. — Le *P. alpina,* qu'il soit diploïde (19 populations) ou tétraploïde (7 populations), fleurit dès avril et même plus tôt si le printemps est précoce. Cette précocité n'est pas surprenante puisqu'à cette saison les combes à neige, lieux d'élection pour le plantain alpin, sont encore recouvertes tandis que dans la région parisienne les conditions sont beaucoup plus clémentes. A la mi-mai, les fleurs sont passées à graines ; parfois une seconde floraison peut avoir lieu pendant l'été.

B. — Les individus du *P. serpentina* se comportent différemment s'ils sont diploïdes ou tétraploïdes. Les premiers fleurissent tous en juillet, ceux du Briançonnais (11 populations), comme ceux de la périphérie de l'aire (12 populations). Par contre, les seconds se séparent en deux groupes, l'un fleurissant en mai (23 populations), assurant ainsi la relève du *P. alpina,* l'autre (25 populations) en juin, précédant quelque peu la floraison des diploïdes. Nous avons ainsi la succession :

*P. alpina* 2 x et 4 x - *P. serpentina* 4 x (précoce, subalpin) - *P. serpentina* 4 x (tardif, montagnard) - *P. serpentina* 2 x, ceci en rapport avec les altitudes où vivent normalement ces différentes formes. *P. serpentina* 4 x tardif de l'étage montagnard se rencontre dans la zone externe et dans la zone interne.

Retenons que le *P. alpina* (2 x et 4 x) a une floraison hâtive, mais que le *P. serpentina* 2 x est tardif. Parmi les tétraploïdes du *P. serpentina*, un groupe tend à se rapprocher du *P. alpina*, l'autre du *P. serpentina* diploïde, ce qui suggère encore une origine hybride possible pour eux.

## VI. — CARACTÈRES POLLINIQUES

### A. — *Historique.*

De nombreux auteurs ont étudié le pollen du genre *Plantago ;* G. Erdtman en dresse la liste dans son ouvrage de 1952. Beaucoup d'entre eux ne citent que des caractères très généraux concernant le pollen du genre ou d'espèces ne poussant pas dans nos régions. Cependant, lorsque des données plus détaillées ont été fournies, elles se rapportent le plus souvent au *P. maritima.*

J. Iversen (1941) dit du pollen du *P. maritima* danois qu'il a moins de 30 µ de diamètre, des pores en petit nombre et sans anneau prononcé, enfin une sculpture faible.

G. Erdtman (1952), examinant le pollen du *P. maritima* (*P. juncoides* du Groenland), écrit que les grains sont caractérisés par un diamètre de 37 µ, qu'ils ont peu de pores, une exine à tectum ondulé, une ectexine plus épaisse que l'endexine plus ou moins « baculate ». A propos du *P. maritima* provenant de Vasteras en Suède, ce même auteur (1954) indique que le pollen mesure 32 µ, que l'exine a une texture finement granulée, absente au niveau et autour des pores, que son épaisseur est variable selon certaines zones. Enfin, en 1961, il signale que le *P. maritima* de la flore scandinave possède des grains de pollen de 30 µ à 5-8 pores circulaires de diamètre d'environ 3 µ, une exine tectée de 1,5 µ d'épaisseur, le tectum portant des verrues pas très nettes.

I.J. Bassett et C.W. Crompton (1968) fournissent une clé de détermination pour les Plantaginacées d'Amérique du Nord basée sur la morphologie des grains de pollen. Le *P. maritima* américain posséderait des grains de pollen sphériques de 26 à 28 µ de diamètre, à 4-8 pores avec ou sans anneau, dépourvus d'opercule mais une membrane granuleuse les obturerait ; l'exine peu épaisse serait verruqueuse et microéchinulée. La présence ou non d'un anneau autour des pores caractériserait des populations de distribution géographique différente. Toutes les plantes du complexe *P. maritima* du Nord de l'Europe (incluant l'Islande) et des plaines d'Europe centrale (à l'exception des Alpes) auraient des grains de pollen dont les pores seraient sans anneau tandis que celles de la côte est de l'Amérique du Nord et du Groenland auraient des grains de pollen dont les pores seraient pourvus d'un anneau. Le long de la côte ouest de l'Amérique du Nord, il y aurait une introgression entre ces deux types de populations. Remarquons que ces obser-

vations confirment les résultats de J.W. Gregor (1939) cités précédemment.

H. Dietrich (1968), à propos des caractères palynologiques des Plantaginacées d'Europe centrale, écrit que le *P. maritima* s. st. est entouré d'une « marge » (anneau).

Dans certains cas, des indications ont été données sur le pollen du *P. alpina* et du *P. serpentina*. Ainsi I. Muller (1947) présente une clef dichotomique de reconnaissance par les caractères polliniques de quelques espèces du g. *Plantago*. Il mentionne qu'à l'encontre du *P. maritima*, *P. alpina* possède un pollen à structure nette et des pores pourvus d'un anneau bien distinct.

K. Faegri et J. Iversen (1964) ajoutent à ces différences, la présence, toutefois rare, de pores operculés chez *P. alpina*.

Enfin, une description du pollen du *P. serpentina*, provenant des Bouches-du-Rhône, est donnée par J. Aubert, H. et J. Charpin, F. Heydacker (1962). Ces auteurs ont observé chez cette espèce les caractères indiqués par I. Muller pour le *P. maritima*. En effet, ils remarquent que les pores operculés (opercule formé de granulations) sont sans annulus et que la structure de l'exine est lisse ou granuleuse. Ils mentionnent, en outre, que l'épaisseur de l'exine varierait entre 0,6 et 1,8 µ. Le pollen fossilisé artificiellement montre un tectum verruqué soutenu par de fines columelles.

Chez les trois espèces, le nombre de pores serait faible et varierait entre 4 et 8 chez le *P. maritima*, 6 et 8 chez le *P. alpina*, 6 et 7 chez le *P. serpentina*. Des dimensions sont parfois données pour les diamètres des grains de pollen, différentes chez les trois espèces ; mais aucun des auteurs ne mentionne si les échantillons étudiés appartiennent à des cytotypes diploïdes ou à des cytotypes tétraploïdes. Or, nous savons que la polyploïdie peut avoir une influence sur la taille des cellules en général (F.W. Gould, 1957 ; R. Gorenflot, 1961 a et b ; K.E. Clausen, 1962 ; A.P. Sokolovskaia, 1962 ; M. Bidault, 1964 ; D. Cartier, 1965 ; F. Dvorak, 1965 ; A.M. Powell, 1969 ; L.G. Kessler et D.A. Larson, 1969). D'ailleurs cette remarque peut s'appliquer, non seulement à la taille, mais aussi aux autres caractères comme le nombre d'apertures (S.L. Duigan, 1961 ; G. Erdtman, 1964).

Avec quelques-unes de nos populations bien caractérisées par leur origine naturelle, leur écologie et leur nombre chromosomique, nous avons tenté d'établir des discriminations palynologiques entre elles. Depuis les travaux de R.P. Wodehouse (1935), de nombreux auteurs ont montré que les caractères palynologiques peuvent être utilisés en taxonomie. Quatorze populations ont été étudiées. Elles se répartissent ainsi:

*P. alpina* 2 x
- — Bord du torrent de Roche-Noire, Hautes-Alpes ; population n° 129.
- — Col de Chirone, Drôme ; population n° 127.
- — Sommet du Puy Ferrand, Auvergne ; population n° 135.

| | |
|---|---|
| *P. alpina* 4 x | — Vers le Camp militaire de Restefond, Basses-Alpes ; population n° 106. |
| *P. serpentina* 2 x zone externe | — Près de Vauvenargues, Bouches-du-Rhône ; population n° 101.<br>— Plan de Canjuers, Var ; population n° 99. |
| *P. serpentina* 2 x zone interne | — Près de la Fontaine de Réotier, Hautes-Alpes ; population n° 93.<br>— Rives du Torrent du Merdanel, Hautes-Alpes ; population n° 92. |
| *P. serpentina* 4 x zone externe | — Plateau de Caussols, Alpes-Maritimes ; population n° 47.<br>— Près de La Bastide, Var ; population n° 38. |
| *P. serpentina* 4 x zone interne | — Rochers de Saint-Martin-de-Queyrières, Hautes-Alpes ; population n° 9.<br>— Au-dessus de Puy-Chalvin, Hautes-Alpes ; population n° 14.<br>— Col de Vars, Hautes-Alpes ; population n° 18.<br>— Au-dessus du Col du Lautaret, autour des chalets de la Mandette, Hautes-Alpes ; population n° 27. |

B. — *Caractères palynologiques retenus chez les* P. alpina *et* P. serpentina.

Nos observations ont été faites à partir de préparations effectuées selon la méthode d'Erdtman (mélange anhydride acétique - acide sulfurique en proportion 9/1).

1° *Description.*

Chez les deux espèces, les grains sont sphériques, possèdent des pores circulaires operculés (en nombre variable selon les populations observées); l'exine est formée d'une ectexine infrastructurée, constituée de columelles agencées en réseau plus ou moins net selon les populations et dont les têtes se soudent en un tectum continu et ondulé. Les mailles du réseau renferment des microcolumelles disposées anarchiquement. L'endexine, beaucoup moins épaisse que l'ectexine, ne présente pas de caractère particulier. L'épaisseur de l'exine est de l'ordre de 2 μ mais elle varie selon les grains et même autour d'un même grain.

Après de nombreuses observations, il nous a paru bon de retenir six caractères, quatre quantitatifs et deux qualitatifs :

1 - le diamètre des grains de pollen,

2 - l'amplitude de variation de ce diamètre pour une population donnée de pollens,

3 - le nombre de pores par grain,

4 - le pourcentage de grains bien formés dans une population donnée de pollens,

5 - l'aspect de l'infrastructure de l'ectexine,

6 - la présence ou l'absence d'un anneau autour des pores.

2° *Variation.*

Avant de voir comment ces caractères sont distribués dans les diverses populations, il faut remarquer, comme l'a déjà fait S. Blaise (1963) au sujet du *P. coronopus* L. et du *P. macrorhiza* Poir., qu'il existe une certaine amplitude de variation des caractères polliniques le long d'un épi. Aussi, avant toute interprétation des résultats obtenus, avons-nous évalué cette amplitude. Considérons par exemple le caractère diamètre des grains de pollen. Deux épis appartenant respectivement à un individu diploïde du *P. serpentina* (population n° 76 de Luc-en-Diois) et à un individu tétraploïde de la même espèce (population n° 38 de la Bastide) ont été comparés. La base présente des fleurs bien épanouies tandis que la partie supérieure est formée de boutons floraux de moins en moins développés au fur et à mesure que l'on approche du sommet. Ces épis ont été partagés en cinq parties égales et chaque part traitée selon la méthode d'Erdtman. Nous avons mesuré cent cinquante grains de pollen dans chaque niveau (A à E de bas en haut de l'épi). Les dix courbes de la figure n° 8, correspondant à ces mesures, montrent que le diamètre des grains de pollen va en décroissant de bas en haut de l'épi. Les niveaux D et E, c'est-à-dire les deux derniers cinquièmes de l'épi, présentent une majorité de grains de pollen qui, sans doute, n'ont pas atteint leur taille définitive. Celle-ci dépend donc de l'état de maturité des fleurs. Ainsi, pour faire des études comparatives, il serait nécessaire de considérer toujours la même partie des épis (de préférence la zone à fleurs épanouies où le pollen est bien formé), ou bien de tenir compte des résultats apportés par une étude préliminaire de la variation si la récolte de pollen a été faite sur toute la longueur de l'inflorescence, ce qui est le cas ici. Il conviendra donc dans l'interprétation de nos résultats de ne pas tenir compte des diamètres les plus faibles, bien que la petite taille des grains puisse avoir des causes différentes (manque de maturité, méiose anormale, etc.). Ainsi, d'après l'examen des courbes montrant la variation de taille des grains de pollen le long d'un épi (fig. n° 8), nous avons considéré que les diamètres inférieurs à 24 μ ne devaient pas être pris en considération.

Dans chaque population, un seul épi a été testé ; mais pour une étude pollinique de détail, il est évident qu'il y aurait intérêt à multiplier les observations (plusieurs épis par individu, plusieurs individus par population).

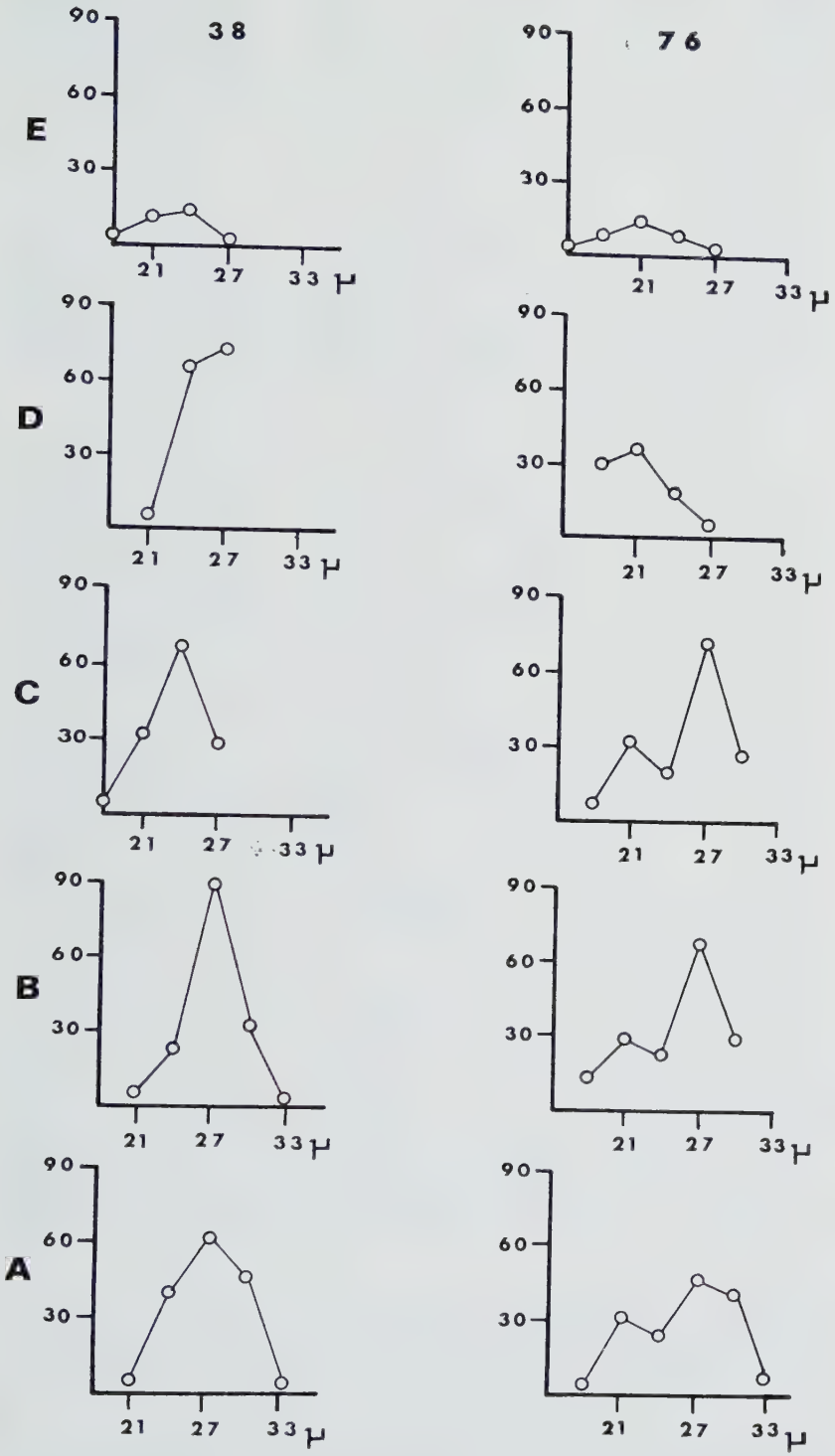


Fig. 8. — Courbes de fréquences des diamètres de grains de pollen réalisées sur deux épis de *P. serpentina* (tétraploïde à gauche, diploïde à droite).

C. — *Etude comparée du pollen du* P. alpina *et du* P. serpentina.

1° *P. alpina.*

Il possède des grains de pollen à pores operculés pourvus d'un anneau assez prononcé (fig. n° 9 A). L'ectexine est tectée, plus ou moins ondulée. Sous le tectum, les columelles sont disposées en un réseau bien net dont les mailles emprisonnent des microcolumelles, les têtes de celles-ci apparaissent comme autant de points sombres sur les différentes coupes optiques de la figure n° 9 A.

Les races diploïdes présentent le plus souvent des grains à cinq ou six pores mais quelques-uns d'entre eux peuvent en montrer trois, quatre ou même sept, le diamètre modal est de 27 μ, l'amplitude de variation de ce diamètre est de 6 μ (24 ou 30 μ) (fig. n° 10 et 11). Dans les trois populations étudiées (n° 129 - 127 - 135) on rencontre une très forte proportion de grains bien formés puisque dans chacune d'elles on a décelé respectivement 2, 11, 15 % de grains plats et repliés.

La seule population (n° 106) représentant la race tétraploïde présente des pollens ayant de cinq à neuf pores, mais le plus souvent huit, un diamètre modal de 30 μ, les diamètres variant de 24 à 36 μ (fig. n° 12 et 13). Dans ce cas on rencontre environ 60 % de grains mal formés.

En résumé nous retiendrons que, chez cette espèce, les tétraploïdes s'opposent aux diploïdes par un nombre un peu plus élevé de pores, un diamètre modal plus grand et une amplitude de variation de la taille plus importante (comparer les courbes correspondantes des figures 11 et 13).

2° *P. serpentina.*

Son pollen présente aussi des pores operculés, mais les caractères retenus sont différents selon que l'on a affaire aux races diploïdes ou tétraploïdes de la zone interne ou externe.

Le pollen du *P. serpentina* diploïde de la zone interne (deux populations : près de la Fontaine de Réotier n° 93 ; rives du Torrent de Merdanel n° 92) possède des pores sans anneau, c'est peut-être pourquoi l'opercule est plus souvent parti que dans le cas du *P. alpina.* L'ectexine tectée possède une infrastructure tout à fait comparable à celle du cas précédent et même plus nette (fig. n° 9 B). On compte quatre à huit pores, le plus souvent six, le diamètre modal est de 27 μ mais les valeurs s'échelonnent entre 24 et 30 μ (fig. n° 10 et 11). Notons cependant que, dans la population n° 93, trois pollens sur cent mesuraient 33 μ. Les grains sont en majorité bien formés puisque 6 et 9 % de grains déformés sont respectivement décelés dans ces deux populations.

Le pollen du *P. serpentina* diploïde de la zone externe (deux populations : Vauvenargues n° 101, Plan de Canjuers n° 99) montre, comme

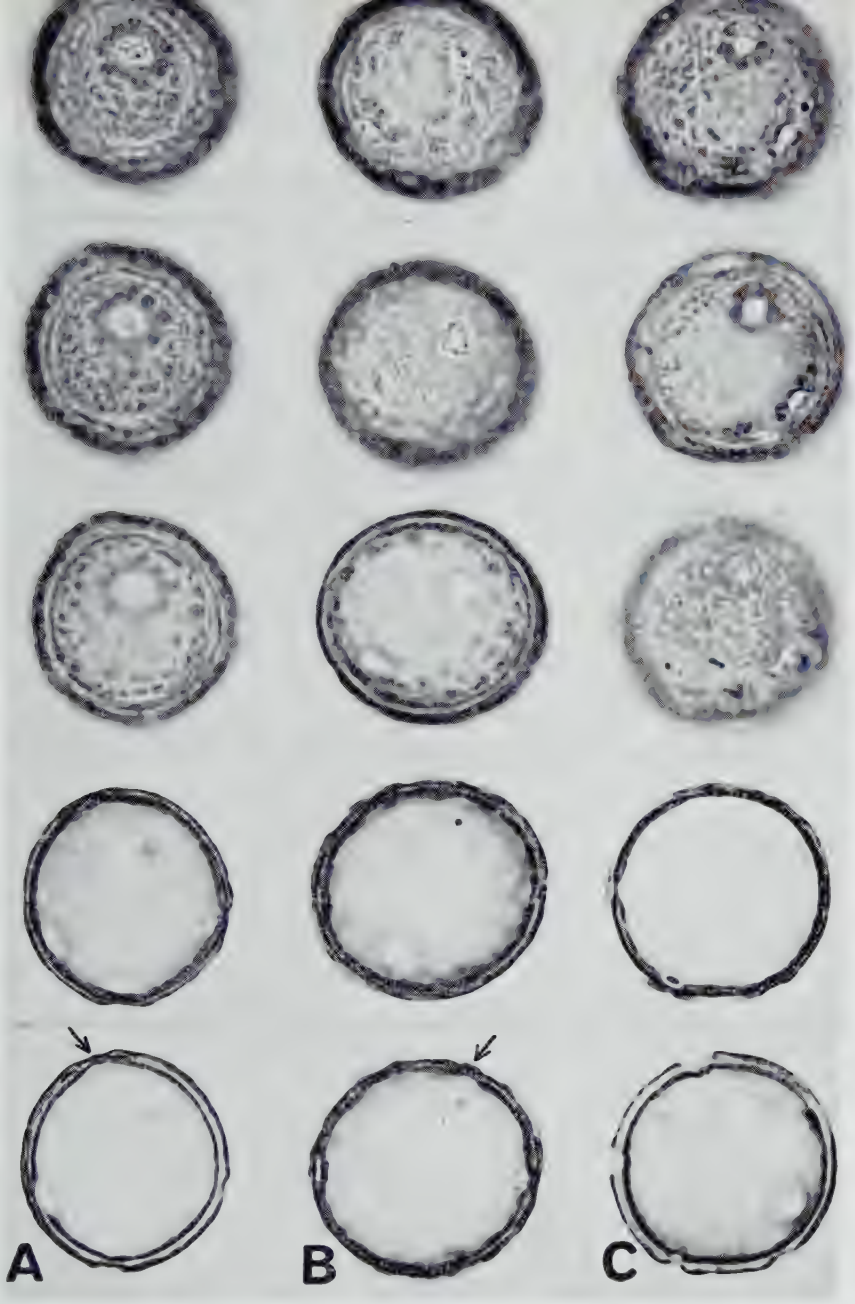


Fig. 9. — A : *P. alpina* 2 x (n° 129) (× 1000). Mise au point superficielle au niveau d'un pore normalement operculé et entouré d'un anneau, puis mises au point sur quatre coupes optiques successives montrant l'infrastructure de l'ectexine : columelles en infraréseau dont les mailles emprisonnent des microcolumelles disposées sans ordre. Dans la dernière coupe optique, on remarquera que l'anneau entourant le pore vu de profil est dû à un soulèvement de l'ectexine favorisé par une poussée de l'endexine ; l'opercule a disparu. — B : *P. serpentina* 2 x de la zone interne (n° 92) (× 1000). Mise au point superficielle au niveau d'un pore normalement operculé, toujours dépourvu d'anneau, puis mises au point sur quatre coupes optiques successives montrant l'infrastructure de l'ectexine comparable à celle du *P. alpina* 2 x. Dans la dernière coupe optique, on remarquera l'opercule posé comme un bouchon fermant l'un des pores vu de profil. — C : *P. serpentina* 4 x de la zone interne (n° 9) (× 1000). Mise au point superficielle puis mises au point sur quatre coupes optiques successives montrant l'infrastructure de l'ectexine. L'infraréseau formé par les columelles apparaît moins structuré que dans les cas précédents. Dans la dernière coupe au niveau d'un pore normalement operculé, entouré d'un faible anneau, optique, les pores vus de profil sont dépourvus d'anneau.

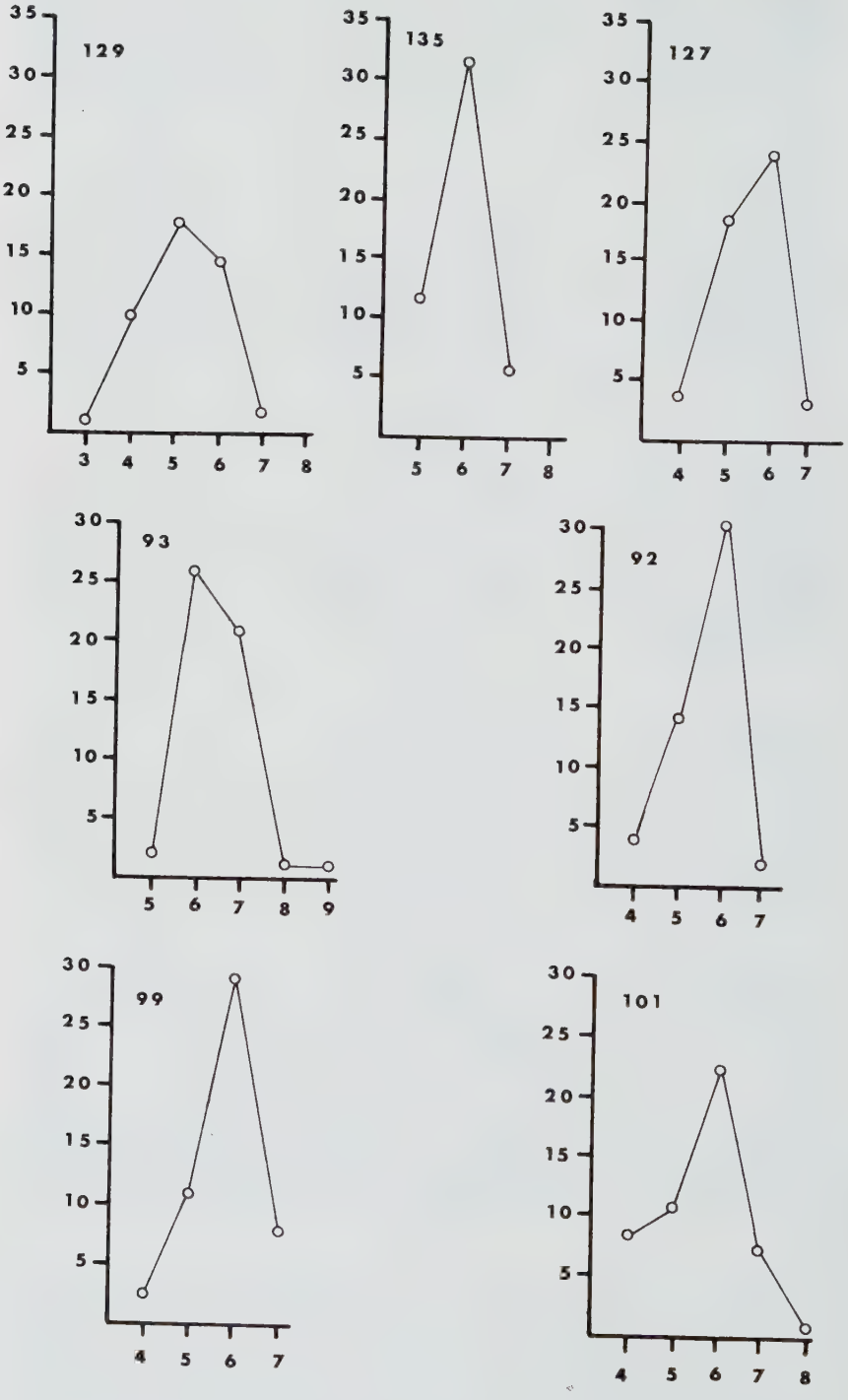


Fig. 10. — Courbes de fréquences du nombre de pores présentés par différents pollens de races diploïdes.
nos 129 - 135 - 127 : *P. alpina* ; nos 93 - 92 : *P. serpentina* (zone interne) ; nos 99 - 101 : *P. serpentina* (zone externe).

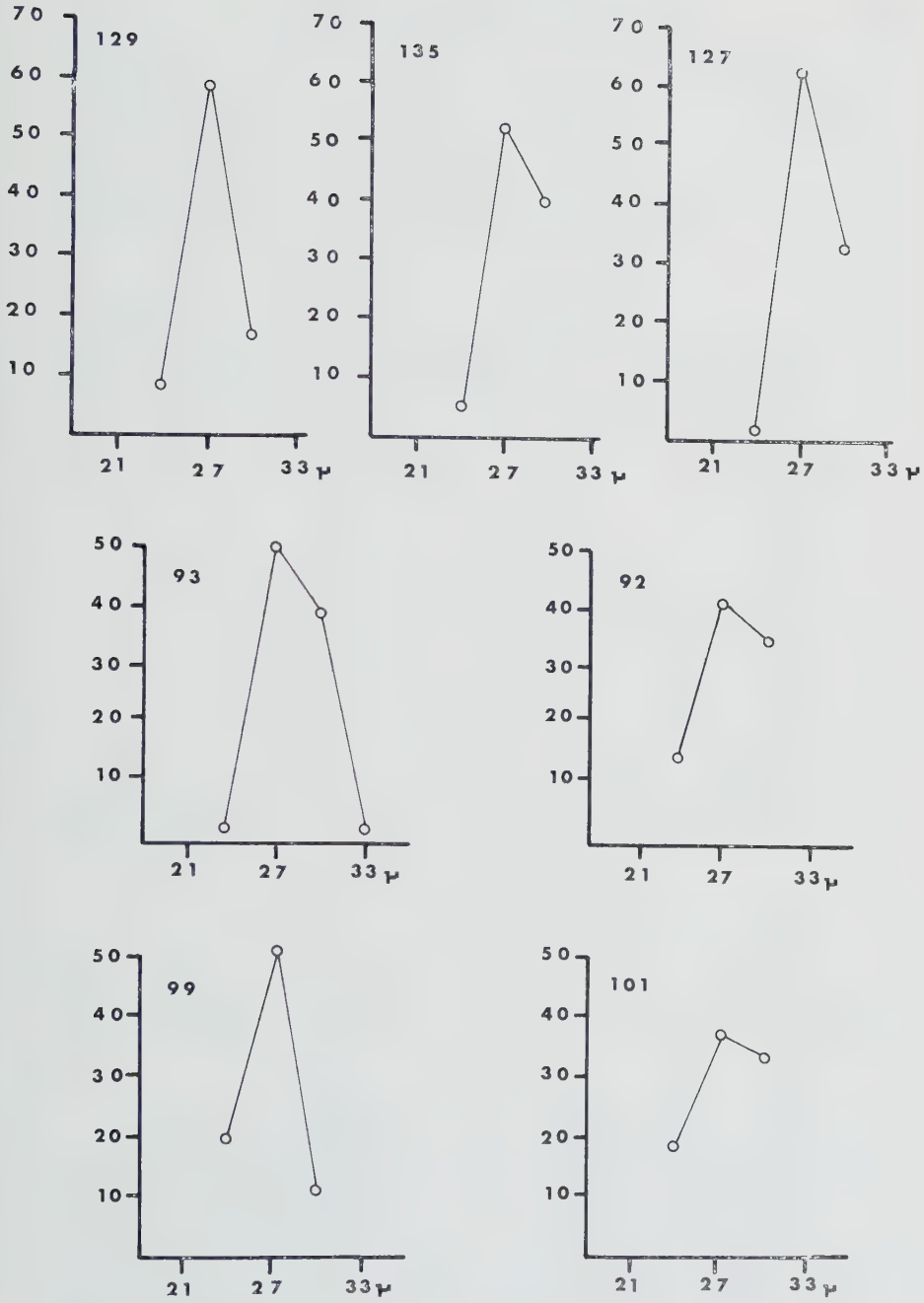


Fig. 11. — Courbes de fréquences des diamètres de grains de pollen de races diploïdes.
nos 129-135-127 : *P. alpina* ; nos 93-92 : *P. serpentina* (zone interne) ; nos 99-101 : *P. serpentina* (zone externe).

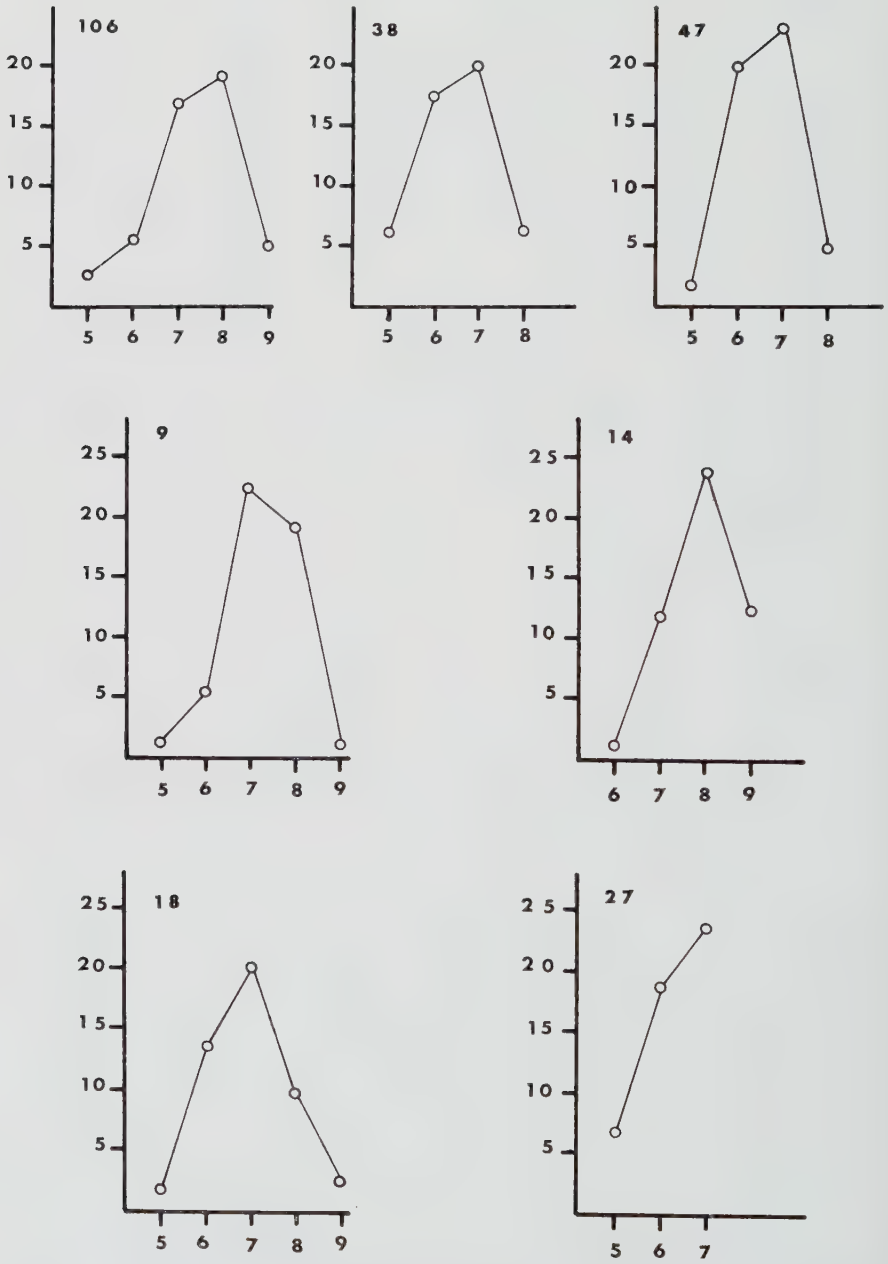


Fig. 12. — Courbes de fréquences du nombre de pores présentés par différents pollens de races tétraploïdes.
n° 106 : *P. alpina* ; n$^{os}$ 38 - 47 : *P. serpentina* (zone externe) ; n$^{os}$ 9 - 14 - 18 - 27 : *P. serpentina* (zone interne).

seule différence avec le cas précédent, l'existence d'une ectexine moins bien structurée. Sous un tectum continu, les columelles forment un infra-réseau peu charpenté. Par contre, les microcolumelles sont relativement mieux visibles (fig. n° 14 A) que chez le *P. alpina* (fig. n° 9 A). Le nombre de pores le plus fréquent est encore six, le diamètre modal de 27 μ et les valeurs extrêmes 24 et 30 μ (fig. n° 10 et 11). Le pourcentage de grains déformés est plus important puisqu'ils forment les 28 et 35 % des pollens des deux populations.

Le pollen du *P. serpentina* tétraploïde de la zone externe (deux populations : près de la Bastide n° 38 ; Plateau de Caussols n° 47) présente les mêmes caractères que celui des diploïdes de la même zone, c'est-à-dire une ectexine peu structurée et des pores dépourvus d'anneau (fig. n° 14 B). Comme chez le *P. alpina,* la polyploïdie se marque encore ici par un nombre de pores légèrement plus élevé (le plus souvent sept), un diamètre modal des grains plus grand (30 μ) et une amplitude de variation de la taille plus importante : 24 et 36 μ (fig. n° 12 et 13).

On a rencontré 28 % dans le premier cas, 44 % dans le second, de grains déformés.

Le pollen du *P. serpentina* tétraploïde de la zone interne (quatre populations : Puy-Chalvin n° 14 ; Saint-Martin-de-Queyrières n° 9 ; Col de Vars n° 18 ; autour des Chalets de la Mandette près du Col du Lautaret n° 27) permet de distinguer deux catégories de populations. La première qui comprend les populations de Puy-Chalvin et de Saint-Martin-de-Queyrières est caractérisée par des grains de pollen dont les pores sont souvent dépourvus d'anneau, mais, s'il y a présence d'un anneau, celui-ci est très faiblement marqué ; l'ectexine est assez bien structurée sans toutefois être comparable à celle des pollens du *P. alpina* ou du *P. serpentina* diploïde de la zone interne (fig. n° 9 C).

La seconde catégorie correspondant aux populations du Col de Vars n° 18 et du Lautaret n° 27 montre un mélange de pollens. Certains grains ont une ectexine bien structurée, des pores avec anneau bien net, d'autres, au contraire, présentent une ectexine faiblement agencée, des pores sans anneau. Enfin il existe des grains avec des caractères intermédiaires, d'autres montrant un mélange de tous ces caractères (fig. n° 14 C).

Dans les quatre populations on retrouve les caractères de polyploïdie déjà observés dans les cas précédents : nombre de pores plus élevé que chez les diploïdes (5 à 9, 6 à 9, 4 à 8 ; modes à 7 ou 8), amplitude de variation de la taille 24 à 36 μ ; 24 à 33 μ (fig. n° 12 et 13).

Tous ces caractères ont été consignés dans le tableau n° 6. Nous retiendrons que, d'une façon générale, le pollen du *P. serpentina* s'oppose à celui du *P. alpina* par l'absence d'un anneau net autour des pores. En outre, l'infrastructure de l'ectexine serait moins nette, sauf toutefois pour les populations de la zone interne.

TABLEAU VI

*Caractères polliniques opposant différentes populations du* P. alpina *et du* P. serpentina.

| | *P. alpina* | | *P. serpentina* | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2 x | 4 x | 2 x INTERNE | 2 x EXTERNE | 4 x EXTERNE | 4 x INTERNE |
| Taille modale des diamètres. | N° 129 : 27 µ<br>N° 135 : 27 µ<br>N° 127 : 27 µ | N° 106 : 30 µ | N° 93 : 27 µ<br>N° 92 : 27 µ | N° 99 : 27 µ<br>N° 107 : 27 µ | N° 38 : 30 µ<br>N° 47 : 30 µ | n° 9 : 30 µ<br>N° 14 : 33 µ<br>N° 18 : 30 µ<br>N° 27 : 30 µ |
| Amplitude de variation des diamètres ... | N° 129: 24 à 30 µ<br>N° 135: 24 à 30 µ<br>N° 127: 24 à 30 µ | N° 106: 24 à 36 µ | N° 93 : 24 à 33 µ<br>N° 92 : 24 à 30 µ | N° 99: 24 à 30 µ<br>N° 107: 24 à 33 µ | N° 38 : 24 à 36 µ<br>N° 47 : 24 à 36 µ | N° 9 : 24 à 36 µ<br>N° 14 : 24 à 36 µ<br>N° 18 : 24 à 33 µ<br>N° 27 : 24 à 33 µ |
| Nombre modal de pores ..... | N° 129 : 5<br>N° 135 : 6<br>N° 127 : 6 | N° 106 : 8 | N° 93 : 6<br>N° 92 : 6 | N° 99 : 6<br>N° 107 : 6 | N° 38 : 7<br>N° 47 : 7 | N° 9 : 7<br>N° 14 : 8<br>N° 18 : 6-7<br>N° 27 : 7 |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Pourcentage de grains mal formés ..... | N° 129 : 2<br>N° 135 : 11<br>N° 127 : 15 | N° 106 : 60 | N° 93 : 6<br>N° 92 : 9 | N° 99 : 35<br>N° 107 : 28 | N° 38 : 28<br>N° 47 : 44 | N° 9 : 16<br>N° 14 : 12<br>N° 18 : 30<br>N° 27 : 37 |
| Aspect de la texture de l'ectextine ... | Nette | Nette | Très nette, exine plus épaisse, agencement plus important que chez *P. alpina* | Peu nette, exine un peu moins épaisse que chez *P. serpentina* 2 x interne | Peu nette, grandes columelles formant un réseau moins marqué que chez *P. serpentina* 2 x | N° 9<br>N° 14<br>moyenne<br>N° 18<br>N° 14<br>mélange<br>Exine plus épaisse que chez *P. serpentina* 4 x externe |
| Présence ou absence d'anneau .... | Présent | Présent | Absent | Absent | Absent | N° 9<br>N° 14<br>absent ou peu marqué<br>N° 18<br>N° 27<br>présent ou absent selon les grains |

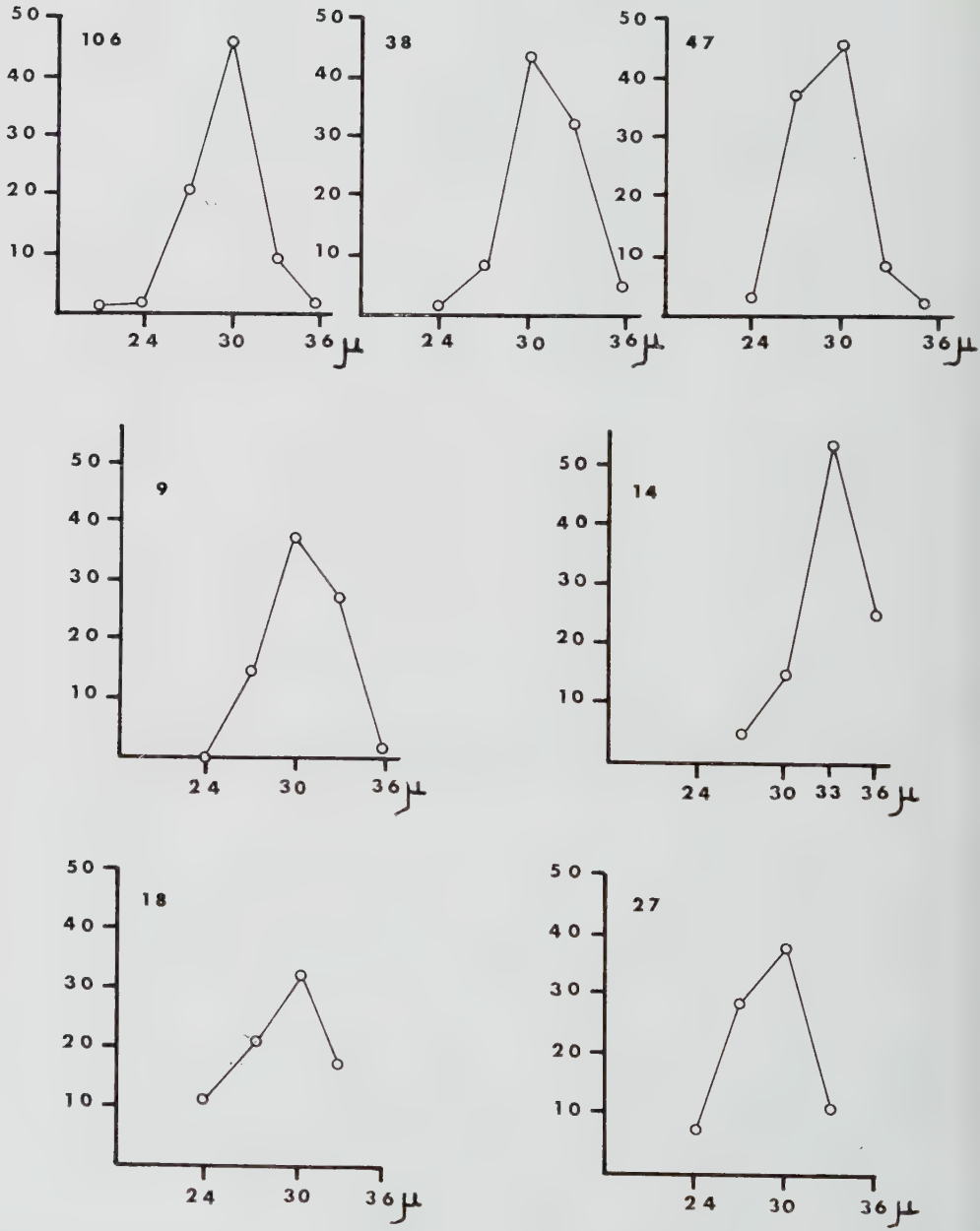


Fig. 13. — Courbes de fréquences des diamètres de grains de pollen de races tétraploïdes.
n° 106 : *P. alpina* ; n$^{os}$ 38 - 47 : *P. serpentina* (zone externe) ; n$^{os}$ 9 - 14 - 18 - 27 : *P. serpentina* (zone externe).

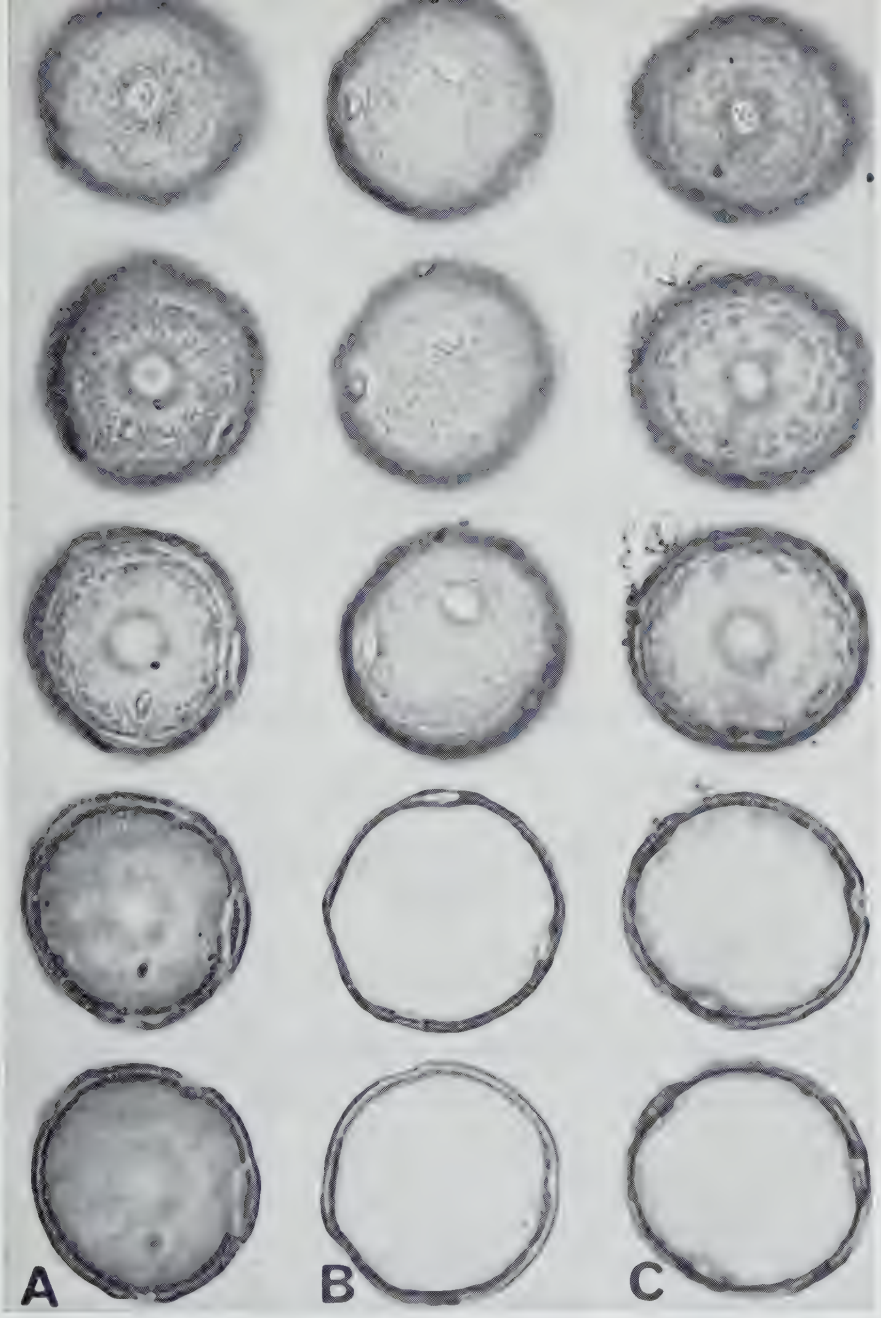


Fig. 14. — A : *P. serpentina* 2 x de la zone externe (n° 101) (× 1000). Mise au point superficielle au niveau d'un pore non entouré d'anneau, puis mises au point sur quatre niveaux successifs montrant l'infrastructure de l'ectexine : les columelles sont peu apparentes tandis que les microcolumelles sont bien visibles. — B : *P. serpentina* 4 x de la zone externe (n° 38) (× 1000). Mise au point superficielle au niveau d'un pore operculé toujours dépourvu d'anneau, puis mises au point sur quatre niveaux successifs montrant l'infrastructure de l'ectexine : les columelles sont peu visibles tandis que les microcolumelles sont droites et serrées. — C : *P. serpentina* 4 x de la zone interne (n° 18) (× 1000). Mise au point superficielle au niveau d'un pore operculé, entouré d'un faible anneau, puis mises au point sur quatre niveaux successifs montrant l'infrastructure de l'ectexine : columelles en réseau dont les mailles enferment des microcolumelles. Ici, le grain de pollen photographié possède une ectexine bien structurée comparable à celle du *P. alpina*, mais les pores sont pourvus d'un anneau à peine distinct comme chez le *P. serpentina* 2 x.

Chez les deux espèces, la polyploïdie se marque par un diamètre modal plus grand (3 à 6 μ d'écart) par rapport au pollen diploïde, une amplitude de variation de la taille souvent plus importante (9 à 12 μ contre 6 μ). Le nombre de pores augmente sensiblement avec la polyploïdie. G. Erdtman (1964) mentionne que souvent l'augmentation du nombre d'apertures est liée à l'augmentation de la taille des grains de pollen. Ainsi que le font remarquer L.G. Kessler et D.A. Larson (1969), il serait intéressant de rechercher dans un complexe de polyploïdes, dont la taille des pollens ne varie pas, si le nombre de pores augmente ou non.

La plupart des races tétraploïdes présentent une grande proportion de grains déformés (60 % chez le *P. alpina* 4 x, jusqu'à 37 % chez certains échantillons du *P. serpentina* 4 x de la zone interne, jusqu'à 44 % chez le *P. serpentina* 4 x de la zone externe). Cette observation serait en faveur de l'origine hybride de ces taxons.

## VII. — CARACTÈRES BIOCHIMIQUES

Très souvent, dans les flores, il est donné comme caractère distinctif entre les *P. serpentina* et *P. alpina,* le noircissement des feuilles par la dessiccation, pour ce dernier seulement. Nous avons pensé que cette propriété était due à la présence de substances telles que l'aucuboside ou l'aucubigénine.

Nous avons réalisé un essai de chromatographie sur papier et examiné nos différents taxons en ce qui concerne ces deux substances. Il semble qu'il y ait peu de différences entre les deux espèces (qu'elles soient diploïdes ou tétraploïdes). Elles paraissent ne contenir que de petites quantités d'aucuboside et des traces d'aucubigénine. Le *P. serpentina* comporterait deux ou trois taches supplémentaires non identifiées.

Nos observations sur des plantes en herbier n'ont jamais été très concluantes vis-à-vis de ce caractère de noircissement des feuilles. Toutefois, s'il existe réellement une différence entre les *P. serpentina* et *P. alpina* d'autres essais d'analyses biochimiques devraient être envisagés.

Une étude électrophorétique préliminaire des isoenzymes peroxydasiques a permis de mettre en évidence, au niveau moléculaire, les relations phylogénétiques existant entre les taxons polyploïdes et les taxons diploïdes correspondants des deux espèces.

Les analyses ont été réalisées sur des racines et des feuilles broyées dans le tampon acétate de pH = 4,8 et contenant 0,1 M de métabisulfite de sodium.

L'électrophorèse a été effectuée en gel de polyacrylamide préparé avec le tampon Tris-borate de pH = 8,4 à la température de 4 °C, à 220 volts et 4 milliampères. Les extraits ont été appliqués à mi-distance des extrémités du gel, sur des disques de papier Watman 3 MM, de sorte que le spectre isoenzymatique obtenu révélait, en même temps, des bandes anodiques et des bandes cathodiques.

En comparant les zymogrammes des feuilles du *P. alpina* tétraploïde et des *P. alpina* et *P. serpentina* diploïdes, on constate qu'il apparaît, chez le premier, une fraction enzymatique nouvelle de mobilité électrophorétique intermédiaire entre celles des isoenzymes des seconds (fig. n° 15). L'existence de cette bande confirmerait l'hypothèse de l'origine hybride du *P. alpina* tétraploïde. Un résultat analogue a été obtenu chez le *P. serpentina* tétraploïde précoce de la zone interne.

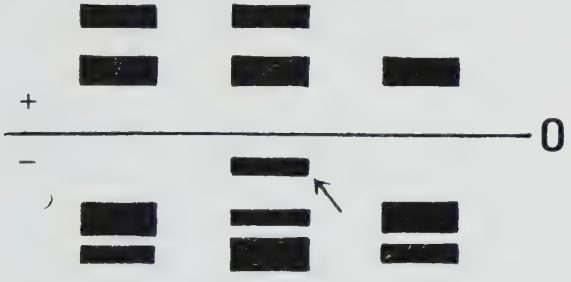


Fig. 15. — Comparaison de zymogrammes. 1 : *P. serpentina* 2 x (n° 92) ; 2 : *P. alpina* 4 x (n° 110) ; 3 : *P. alpina* 2 x (n° 129).
La bande signalée par une flèche chez le *P. alpina* tétraploïde, ayant une mobilité électrophorétique intermédiaire entre celle des bandes des *P. serpentina* et *P. alpina* diploïdes, permet de supposer l'origine hybride de ce taxon. O = origine.

## VIII. — CONCLUSIONS

Le *P. alpina* et le *P. serpentina* constituent un matériel de choix pour un travail de taxonomie expérimentale. En effet, les botanistes ont toujours éprouvé de grandes difficultés à rapporter bon nombre d'échantillons à l'un ou l'autre de ces taxons. L'abondance de la synonymie, le fait que, d'un auteur à l'autre, une unité taxonomique peut être considérée comme variété ou mise au rang d'espèce, et inversement, en donnent une idée.

A partir d'échantillonnages réalisés dans près de cent cinquante stations naturelles localisées principalement dans le Sud-Est de la France, nous avons recherché les caractéristiques des individus récoltés

et tenté de les rapporter au *P. alpina* et au *P. serpentina,* opération souvent, pour le moins, délicate.

Le *P. alpina* et le *P. serpentina* présentent l'un et l'autre des races diploïdes (2 n = 2 x = 12) et des races tétraploïdes (2 n = 4 x = 24) dont les caryogrammes sont très voisins.

Les *P. alpina* 2 x et 4 x s'opposent au *P. serpentina* 2 x par la différence d'altitude des stations dans lesquelles ils vivent. Il en résulte qu'on les rencontre dans des associations végétales très différentes, aux sols dont les pH sont opposés. Leurs dates de floraison sont, en culture expérimentale, fort décalées. Le pollen du *P. alpina* présente des pores pourvus d'un anneau bien net, ce qui n'est jamais le cas chez le *P. serpentina* (tableau n° 7).

Géographiquement, nous avons distingué deux catégories de populations du *P. serpentina* 2 x selon qu'elles ont été récoltées dans la zone des massifs alpins ou dans la zone périphérique de ces massifs (zone interne et externe). La seule différence mise en évidence entre ces deux types de populations réside dans la structure de l'ectexine du pollen, bien structurée dans le premier cas et beaucoup moins dans le second.

Quant au *P. serpentina* 4 x, nous avons aussi distingué des populations localisées dans la zone interne et dans la zone externe. Dans celle-ci, le *P. serpentina* 4 x tend toujours vers le *P. serpentina* 2 x. Dans la zone interne, les populations de l'étage subalpin, fleurissant tôt, vivant le plus souvent sur sol acide, se rapprochent du *P. alpina,* celles de l'étage montagnard, atteignant parfois la limite inférieure du subalpin, fleurissant plus tard, poussant sur sol basique, se rapprochent du *P. serpentina* 2 x comme *P. serpentina* 4 x externe.

Chaque taxon ne se rencontre jamais dans des individus d'association se rapportant à une seule association végétale, mais à plusieurs associations appartenant à une même alliance ou à un même ordre.

Parfois, des individus d'association différents, comportant *P. alpina* 4 x ou *P. serpentina* 4 x précoce, se rapportent à la même association.

Ces résultats incitent à penser que ces individus tétraploïdes ont une origine hybride mais probablement différente. Les tétraploïdes précoces de la zone interne pourraient être issus d'un croisement entre les *P. alpina* et *P. serpentina,* tandis que les tétraploïdes tardifs des zones interne et externe dériveraient de croisements entre écotypes du *P. serpentina,* ou bien d'une autopolyploïdie.

L'examen des aires de répartition des types diploïdes et tétraploïdes du *P. serpentina* suggère l'idée que la polyploïdisation s'est produite lors des glaciations quaternaires, celles-ci entraînant des migrations de flores (théorie de Favarger). Cette hypothèse expliquerait :

*a*) Que le *P. serpentina* 2 x soit localisé principalement au Sud et au Sud-Ouest du territoire prospecté (zone externe), région non recouverte

TABLEAU VII

*Quelques caractères permettant de distinguer les différents taxons.*

| | DATE DE FLORAISON EN CULTURE EXPÉRIMENTALE | pH | ÉTAGE | CARACTÈRES DU POLLEN |
|---|---|---|---|---|
| *P. alpina* 2 x et 4 x ..... | avril | 5 à 7,4 | alpin et limite supérieure du subalpin | Pores *pourvus* d'un anneau, ectexine bien structurée. |
| *P. serpentina* 4 x, précoce, zone interne ..... | mai | 6 à 6,8 parfois 8 - 8,5 | subalpin | Caractères de types *alpina* et *serpentina* en mélange. |
| *P. serpentina* 4 x, tardif, zone interne ..... | juin | 7,5 à 9 | montagnard atteignant le subalpin | Pores le *plus souvent sans* anneau, ectexine assez bien structurée. |
| *P. serpentina* 4 x, tardif, zone interne ..... | juin | 8,5 - 9 | montagnard | Pores sans anneau, ectexine mal structurée. |
| *P. serpentina* 2 x, zone interne | juillet | $\geqslant 8$ | collinéen et montagnard | Pores *sans* anneau, ectexine bien structurée. |
| *P. serpentina* 2 x, zone externe | | | | Pores *sans* anneau, ectexine mal structurée. |

par les glaces (= territoire refuge). Néanmoins, on rencontre des types diploïdes dans la zone glaciée du Briançonnais (= zone interne). Il est probable que l'on est en présence d'une nouvelle migration des diploïdes périphériques qui reconquièrent ainsi le terrain occupé avant les glaciations.

*b*) Quant au *P. serpentina* 4 x, les individus qualifiés de précoces occupent toujours les territoires qui ont été glaciés. Lors du brassage des flores dû aux glaciations, des croisements entre le *P. alpina* de l'étage alpin et le *P. serpentina* auraient été favorisés.

Les individus qualifiés de tardifs se rencontrent dans des régions souvent plus basses que celles où se situent les précédents, aussi bien dans la zone interne que dans la zone externe. Des croisements entre formes différentes du *P. serpentina* seraient à leur origine.

Le fait que l'aire du *P. alpina* 4 x soit plus petite que celle du *P. alpina* 2 x milite en faveur d'une polyploïdisation récente. Il appartiendrait à ce que C. Favarger (1970) appelle « les polyploïdes localisés » et qui selon cet auteur ont probablement une origine hybride.

Une étude biochimique préliminaire consacrée à l'électrophorèse des isoenzymes peroxydasiques a permis de mettre en évidence, dans les zymogrammes de feuilles du *P. alpina* 4 x, une fraction isoenzymatique de mobilité électrophorétique intermédiaire entre celles des bandes des *P. serpentina* et *P. alpina* diploïdes. Ceci serait en faveur de l'hypothèse de l'origine hybride du *P. alpina* 4 x à laquelle nous étions déjà parvenue par d'autres voies.

Des études morphologiques, des essais de croisements, appuieraient-ils ces hypothèses ? C'est ce que nous nous proposons d'étudier dans une autre publication.

## BIBLIOGRAPHIE

Allioni (C.), 1774. — *Auctarium ad sypnopsim methodicam stirpium Horti Reg. Taurinensis. Miscelleana Taurinensia, 5,* 60.

— 1785. — *Flora Pedemontana, 1,* 82.

Aubert (J.), Charpin (H.), Charpin (J.), Heydacker (F.), 1962. — Morphologie des pollens de quelques Plantains de Provence. *Pollens et Spores, 4,* n° 2, 273-282.

Bannes-Puygiron (G. de), 1933. — Le Valentinois méridional. Esquisse phytosociologique. *S.I.G.M.A.,* Montpellier, n° *19.*

Barnéoud (F.M.), 1845. — Monographie générale de la famille des Plantaginacées. Paris, 52 p.

Bassett (I.J.) et Crompton (C.W.), 1968. — Pollen morphology and chromosome numbers of the family Plantaginaceae in North America. *Canad. J. Bot., 46,* n° 4, 349-361.

Bauhin (G.), 1623. — *Pinax Theatri Botanici, 5,* 190.

Beauverd (G.), 1919. — Quelques Phanérogames de la région de Bourg-Saint-Pierre (Valais). *Bull. Soc. bot. Genève, 11,* 407e séance, 138.

Beguinot (A.) *in* Fiori (A.) et Paoletti (G.), 1903-1904. — Flora Analitica d'Italia. Padova, *3,* 92-102.

Bidault (M.), 1964. — Relation entre la polyploïdie, la longueur des cellules épidermiques et le diamètre des grains de pollen chez quelques types de *Festuca* L. *s.l. Bull. Soc. bot. Fr., 3,* n° 3-4, 111-119.

— 1968. — Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. *s.l.* dans le Sud-Est de la France. *Rev. Cytol. et Biol. vég., 31,* 217-356.

Blaise (S.), 1963. — Etude palynologique de deux espèces voisines de Plantains. *Bull. Soc. bot. Fr., 110,* n° 3-4, 91-107.

Bocher (T.W.), Hjerting (J.P.) et Rahn (K.), 1963. — Botanical studies in the actual valley area, Mendoza Province, Argentina, Part I. *Dansk Bot. Ark., 22,* 1-15.

Bourdier (F.), 1962. — Le bassin du Rhône au quaternaire. Edition du *C.N.R.S., 2,* 294 p.

Braun-Blanquet (J.), 1948. — La végétation alpine des Pyrénées orientales. Monografia de la Estacion de estudios pirenaicos y del Instituto espanol de Edafologia, Ecologia y Fisiologia vegetal. Barcelone, 306 p.

— 1961. — Die inneralpine Trockenvegetation. Stuttgart, 273 p.

Cartier (D.), 1965. — Caryologie des Plantains de la section *Oreades* Decne. *C.R. Acad. Sc. Paris, 261,* 4475-4478.

Chardonnet (J.), 1948. — Le relief des Alpes du Sud. *Thèse* Paris, *2,* 286 p.

Christiansen (W.), 1934. — Das pflanzen-geographische und soziologische Verhalten der Pflanzen mit besonderer Berücksichtigung Schleswig-Holstein. *Beitr. Biol. der Pflanzen, 22,* 139-154.

— 1935. — Die atlantischen Pflanzen und ihr Verhalten in Schleswig-Holstein. *Schr. Naturw. Ver. Schlesw. Holst.,* Kiel und Leipzig, *21,* 19-57.

Clausen (K.E.), 1962. — Size variation in pollen three taxa of *Betula. Pollen et Spores, 4,* 169-174.

Clausens (J.) et Hiesey (W.M.), 1958. — Ecotypes and geographic subspecies of the *Plantago maritima* complex. Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic structure of ecological races. Washington, 210-212.

Cullagh (D. Mc), 1934. — Chromosome and chromosome morphology in Plantaginaceae I. *Genetica, 16,* 1-44.

Czapska (D.) *in* Skalinska (M.), Piotrowicz (M.), Sokolowska (A.) *et all.,* 1961. — Further additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms. *Acta Soc. bot. Poloniae, 30,* n° 3, 463-489.

Darlington (D.C.), 1957. — Chromosomen Botanik. Deutsche Übersetzung von F. Brabec. Stuttgart, 160 p.

Davey (V.Mc.M.) et Lang (J.M.S.), 1939. — Experimental taxonomy III. Correlations of characters within a population. *New Phytol., 38,* 32-61.

Duigan (S.L.), 1961. — Studies of the pollen grains native to Victoria, Australia. *Proc. Royal Soc. Victoria, 74,* 89-109.

Decaisne (J.), 1852. — Plantaginaceae *in* D.C. Prodr., *13,* n° 1, 693-737.

Dietrich (H.), 1968. — Pollenbestimmungsschlüssel mitteleuropaischer Plantaginaceae. *Wiss. Z. Friedrich Schiller Univ. Jena, 17,* n° 3, 359-361.

Doulat (E.), 1943. — Le noyau et l'élément chromosomique chez les Spermaphytes. *Thèse,* Grenoble, 236 p., 8 pl.

Dvorak (F.), 1965. — Corrélation entre le nombre de chromosomes et la dimension des grains de pollen chez quelques espèces du g. *Hesperis*. *Publ. Fac. Sci. Univ. J.E. Purkyne*, Brno, *459*, 21-30.

Earnshaw (F.), 1942. — Experimental taxonomy. V. Cytological studies in sea Plantains allied to *Plantago maritima* L. *New Phytol.*, *41*, n° 3, 151-164.

Ekstrand (H.), 1918. — Zur Zytologie und Embryologie der Gattung *Plantago*. *Svensk Bot. Tidss.*, *12*, n° 2, 202-206.

Erdtman (G.), 1952. — Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. An introduction to palynology I. *Almquist and Wiksell*, Stockholm, 539 p.

— 1954. — Pollen morphology and plant taxonomy. *Bot. Notiser*, *107*, 65-81.

— 1964. — Palynology, *in* Turrill W.B., Vistas in Botany. *McMillan Company*, New York.

Erdtman (G.), Berglund (B.) et Praglowski (J.), 1961. — An introduction to a scandinavian Pollen Flora. *Grana palynologica*, Stockholm, *2*, n° 3, 92 p., 74 pl.

Faegri (K.) et Iversen (J.), 1964. — Textbook of pollen analysis. Second revised edition. Munksgaard, Oxford (*Blackwell*), New York (*Hafner*), 237 p.

Favarger (Cl.), 1962. — Polyploïdie et histoire de la Flore alpine. *Mitt. Naturf. Gesell. in Bern, Neue Folge*, *19*, 2 p.

— 1964. — Recherches cyto-taxinomiques sur quelques *Erysimum*. *Bull. Soc. bot. Suisse*, *74*, 5-40.

— 1965. — Notes de Caryologie alpine IV. *Bull. Soc. Neuch. Sc. Nat.*, *88*, 5-60.

— 1967. — Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev.*, *42*, 163-206.

— 1969. — Notes de Caryologie alpine V. *Bull. Soc. Neuch. Sc. Nat.*, *92*, 13-30.

— 1970. — L'exploration cytotaxonomique des flores alpienne et jurassienne. *Actes du Colloque sur la flore et la végétation des Alpes et du Jura, Ann. littéraires de l'Université de Besançon, Les Belles Lettres*, 139-165.

Fernald (M.L.), 1925. — The maritime Plantains of North America. *Rhodora*, *27*, 93-104.

Gadella (Th. W.J.) and Kliphuis (E.), 1968. — Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands, IV. *Mendedelingen van het Botanish Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit*, Utrecht, n° 274, 168-182.

Gérard (L.), 1761. — *Flora gallo provincialis*, 334.

Godron (M.) *in* Godron (M.) et Grenier (M.), 1850. — Flore de France. Paris et Besançon, 2, 719-732.

Gorenflot (R.), 1958. — La polyploïdie chez les végétaux. *Ann. Biol.*, *3e série*, *34*, n° 9-10, 361-394.

— 1960. — La polyploïdie chez *Plantago coronopus* L. *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, *22*, n° 2, 77-108.

— 1961. — Autétraploïdie et autooctoploïdie expérimentales chez *Plantago coronopus* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, *108*, n° 3-4, 100-114.

— 1961 a. — Autotétraploïdie et autooctoploïdie expérimentales chez *Plantago coronopus* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, *108*, n° 3-4, 100-114.

— 1961 b. — Etude morphologique et cytologique de quelques allotriploïdes expérimentaux de *Plantago coronopus* L. *Ibid.*, n° 5-6, 200-212.

Gorenflot (R.) et Guinochet (M.), 1952. — Sur l'existence de formes tétraploïdes chez *Plantago coronopus* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, *234*, 2482-2484.

Gould (F.W.), 1957. — Pollen size as related to polyploïdy and speciation in *Andropogon saccaroïdes*, *A. barbinoldes* complex. *Britonnia*, *9*, 71-75.

Gras (A.), 1861. — Notes sur quelques rectifications de synonymie. *Bull. Soc. bot. Fr.*, *8*, 270-279.

GREGOR (J.W.), 1930. — Experiments on the genetics of wild populations, I. *Plantago maritima*. *Journal Genetics*, 22, 15-25.

— 1938. — Experimental taxonomy, 2. Initial population differentiation in *Plantago maritima* L. of Britain. *New Phytol.*, 37, 15-49.

— 1939. — Experimental taxonomy, IV. Population differentiation in North American and European sea Plantains allied to *P. maritima* L. *Ibid.*, 38, 293-322.

— 1944. — The ecotype. *Biol. Rev.*, 19, 20-30.

— 1946. — Ecotypic differentiation. *New Phytol.*, 45, 254-270.

GREGOR (J.W.), DAVEY (V. Mc. M.) and LANG (J.M.S.), 1936. — Experimental taxonomy, I. Experimental garden technique in relation to the recognition of the small taxonomic units. *New Phytol.*, 35, 323-350.

GREGOR (J.W.) et LANG (J.M.S.), 1949. — Intra-colonial variation in plant size and habit in sea Plantains. *New Phytol.*, 49, n° 1, 135-141.

GRIESINGER (R.), 1937. — Über hypo und hyperdiploïde Formen von *Petunia*, *Hyocyamus*, *Lamium* und einige andere Chromosomenzählungen. *Ber. d. d. bot. Ges.*, 55, 556-571.

GUINOCHET (M.), 1938. — Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (A.-M.). Lyon, 458 p.

— 1955. — Logique et dynamique du peuplement végétal. Paris, 143 p.

GUINOCHET (M.) et LEMÉE (G.), 1950. — Contribution à la connaissance des races biologiques du *Molinia coerulea* (L.) Moench. *Rev. gén. Bot.*, 57, 565-593.

HAGERUP (O.), 1941. — Nordiske Kromosom - Tal. I. *Bot. Tidsskr.* Kobenhavn, 45, 385-395.

HALLER (A.), 1742. — *Enumeratio methodica Stirpium helvetiae indigenarum*, 1, 471.

HEDBERG (I. et O.), 1964. — Documented chromosome numbers of Swedish plants. *Svensk Bot. Tids.*, 58, 125-129.

HEGI (G.), 1930. — Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 6, 178-194.

HEITZ (E.), 1927. — Ueber multiple und aberrante Chromosomenzahlen. *Abhandl. Naturw. Ver.* Hamburg, 21, n° 3-4, 48-57.

IVERSEN (J.), 1941. — Landnam i Danmarks Stenlder. *Danm. geol. Unders.*, 2, 66, 39-41.

JORGENSEN (C.A.), SORENSEN (Th.) et WESTERGAARD (M.), 1958. — The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. *Biol. Skr. Dansk*, 9, 172 p.

KESSLER (L.G.) et LARSON (D.A.), 1969. — Effects of polyploidy on pollen grain diameter and other exomorphic exine features in *Tridax coronipfolia*. *Pollen et Spores*, 11, n° 2, 203-221.

KOCH (D.G.), 1903. — Syn. Fl. Germ. et Helv., 3, p. 2194.

KRESS (A.), 1963. — Zytotaxonomische Untersuchungen an den Primeln der Sektion *Auricula* Pax. *Oesterr. bot. Z.*, 110, 53-102.

— 1969. — Zur Verbreitung der diploiden und der tetraploiden *Primula marginata* Curtis. *Ibid.*, 117, 14-20.

LAMARCK (J.B.) et CANDOLLE (A.P. de), 1805. — Flore française ou description succincte de toutes les plantes qui croissent naturellement en France, disposée selon une nouvelle méthode d'analyse. 3e édition, 3, 408-417.

LARSEN (K.), 1954. — Chromosome numbers of some European flowering plants. *Bot. Tidsskr.*, 50, n° 2, 163-184.

LINNÉ (C.), 1753. — *Species Plantarum*, 114.

LIPPMAA (T.), 1933. — Aperçu général sur la végétation autochtone du Lautaret (H.A.). *Acta Inst. et Hort. bot. Univ. Tartuensis*, Tartu, 8, n° 3, 106 p.

LÖVE (A.) et LÖVE (D.), 1942. — Chromosome numbers of Scandinavian plant species. *Bot. Notiser*, Lund, 42, 19-59.

— 1956. — Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora. *Acta Horti Gotob., 20,* 65-291.

Molinier (R.) et Pons (A.), 1955. — Contribution à l'étude des groupements végétaux du Lautaret et du versant sud du Galibier. *Bull. Soc. scientif. Dauph., 69,* n° 5, 19 p., 10 tb.

Murin (A.) et Vachova, 1967. — Index of chromosome numbers of Slovakian flora. I.

Muller (I.), 1947. — Der pollenanalytische Nachweis der menschlichen Besiedlung in Federsee und Bodensee Gebiet. *Planta, 35,* 70-73.

Pilger (R.), 1937. — Plantaginaceae *in : Das Pflanzenreich Regni vegetabilis conspectus,* Leipzig, *IV,* 269, n° 102, 466 p.

Polya (L.), 1948. — *Archiv. Biol. Hungar.,* 2e série, *118.*

Powell (A.M.), 1965. — Taxonomy of *Tridax* (Compositae). *Britonnia, 17,* 47-96.

Pottier Alapetite (G.), 1943. — Végétation du Jura central. *S.I.G.M.A.,* Montpellier, n° *81.*

Rahn (K.), 1966. — In I.O.P.B. Chrom. number reports, VI. *Taxon, 15,* 117-128.

Rapin (M.), 1827. — Esquisse de l'histoire naturelle des Plantaginacées. *Mém. Soc. linn., Paris,* 2e partie, 437-490.

Rodrigues (M. de), 1954. — Notas sobre a cayologia de *Cistus palhinkaü* Imgram, *C. crispus* L., *Plantago maritima* L. e *Campanula vidalii* Watson. *Bol. Soc. Broteriana, 28,* 117-129.

Rohweder (H.), 1937. — *Planta, 27,* n° 4, 501-549.

Rouy (G.), 1908. — Flore de France, *10,* 119-134.

Scheerer (H.), 1940. — Chromosomenzahlen aus der Schleswig-Holsteinischen Flora, I. — *Planta, 30,* 716-725.

Sokolovskaia (A.P.), 1962. — « A propos de la corrélation entre le nombre de chromosomes et la taille des grains de pollen chez les plantes sauvages » (en russe). *Izdat. Acad. Nauk,* Moscou, 80-82.

Sorsa (V.), 1962. — Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten, I. *Ann. Acad. Sc. Fennica,* série A, IV, *58,* 1-14.

Stebbins (G.L.), 1942. — Polyploid complexes in relation to ecology and the history of floras. *Amer. Nat., 76,* 36-45.

— 1957. — Variation and Evolution in Plants. *Columbia University Press,* 3e éd., New York, 643 p.

Tarnavschi (I.T.), 1938. — Karyologische Untersuchungen an Halophyten aus Rumaniers im Lichte zytoekologischer und zytogeographischer Forschung. *Bul. Fac. Stunt. Cernauti, 12,* 68-106.

Tischler (G.) et Wulff (H.D.), 1956. — Allgemeine Pflanzenkaryologie, Ergänzungsband, Berlin, *4-5-6,* 625-1227.

Tournefort (P.), 1700. — *Institutiones rei herbariae,* p. 127.

Turesson (G.), 1922. — The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas, 3,* 211-350.

Villars (D.), 1779. — Prospectus Hist. Pl. Dauph.

— 1787. — Hist. Pl. Dauph.

White (B.), 1869. — On some British Plantagines allied to *P. maritima* L. *Trans. Bot. Soc. Edinburg, 10,* 171-173.

Williams (F.M.), 1909. — *Prodromus Florae Britannicae, 1,* 6, 259-362.

Willkomm (M.) et Lange (J.), 1870. — *Prodromus Florae Hispanicae.* Stuttgart, *2,* 349-361.

Wodehouse (R.P.), 1935. — Pollen grains. Their structure, identification and signification in science and medecine. New York and London, 574 p.

Wulff (H.D.), 1937. — Karyologische Untersuchungen an der Halophytenflora Schleswig-Holsteins. *Jahrb. wiss. Bot.,* Leipzig, *84,* 812-840.

Zhukova (P.G.), 1967. — Karyology of some plants cultivated in the Arctic-Alpine botanical garden (en russe). Avrorin ed., *Plantarum in zonam Polarem Transportation,* 2, Leningrad, 139-149.

I. D. N. 77-Nemours. Tél. 428.01-01